DIE NATURWISSENSCHAFTEN

BEGRÜNDET VON A. BERLINER UND C. THESING

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BARTELS · E. BEDERKE · H. BROCKMANN · P. TEN BRUGGENCATE · C. W. CORRENS · H. v. FICKER
R. GRAMMEL · O. HAHN · R. HARDER · M. HARTMANN · W. HEISENBERG · K. HENKE · A. KUHN
M. v. LAUE · H. MARTIUS · R. W. POHL · H. REIN

HERAUSGEGEBEN VON

ARNOLD EUCKEN

ORGAN DER MAX-PLANCK-GESELLSCHAFT ZUR FÖRDERUNG DER WISSENSCHAFTEN
ORGAN DER GESELLSCHAFT DEUTSCHER NATURFORSCHER UND ÄRZTE

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

37. JAHRGANG | HEFT 12 (ZWEITES JUNIHEFT) | 1950

INHALT:

AUFSÄTZE. Seite

Die Tätigkeit des Statolithenapparats im Wirbeltierlabyrinth. Von ERICH VON HOLST 265
Zur Deutung von Beobachtungen mit dem Phasenkontrastverfahren. Von HANS WOLTER 272
Mutationsforschung an Bakterien. Fortsetzung und Schluß. Von REINHARD W. KAPLAN 275

KURZE ORIGINALMITTEILUNGEN.

Quecksilberblasen. Von H. J. RODEWALD 284
Über Nachweis, Wirkung und Wanderung von Thorotrast im menschlichen Organismus. Von WILHELM KRÜCKE . . . 284
Versuche zur Entstehung der Höhlentiermerkmale. Von W. JANZER 286

BESPRECHUNGEN. Seite

RENÉ DESCARTES, Briefe 1629—1650. (Ref.: M. v. LAUE) . . 287
GUSTAV KORTÜM, Einführung in die chemische Thermodynamik. (Ref.: G. BRIEGLEB) 287
W. REPPE, Neue Entwicklungen auf dem Gebiete der Chemie des Acetylens und Kohlenoxyds. (Ref.: O. HORN). . . . 287
FRITZ FEIGL, Chemistry of specific, selective and sensitive reactions (übersetzt aus dem deutschen Manuskript ins Englische von R. E. OESPER). (Ref.: G.-M. SCHWAB) . . . 287
J. BRAUN-BLANQUET, La végétation alpine des Pyrénées Orientales. (Ref.: F. FIRBAS) 288
H. NACHTSHEIM, Vom Wildtier zum Haustier. (Ref.: S. SCHERMER) 288

In Kürze erscheint:

Der Kreisel

Seine Theorie und seine Anwendungen

Von

Dr. **R. Grammel**
o. Professor an der Technischen Hochschule Stuttgart

Zweite, neubearbeitete Auflage

Erster Band:

Die Theorie des Kreisels

Mit 137 Abbildungen. XI, 281 Seiten. 1950. DMark 30.—; Ganzleinen DMark 33.—

Inhaltsübersicht:

Einleitung. — **Grundlagen:** Grundlagen der Vektorrechnung. — Grundlagen der Mechanik. — Der Trägheitstensor. — **Der symmetrische Kreisel:** Der kräftefreie symmetrische Kreisel. — Die geführte Bewegung des symmetrischen Kreisels. — Der symmetrische Kreisel unter Zwang und Stoß. — Der schwere symmetrische Kreisel. — Der Einfluß der Reibung. — **Der unsymmetrische Kreisel:** Der kräftefreie unsymmetrische Kreisel. — Der schwere unsymmetrische Kreisel. — **Besondere Probleme:** Kreisel im erweiterten Sinne. Gyroskopische Systeme. — **Darstellung der Kreiselbewegungen durch Thetafunktionen.** — Namen- und Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

erscheinen zweimal monatlich und können durch jede Sortimentsbuchhandlung bezogen werden. Preis vierteljährlich 12.— DMark, für das einzelne Heft 2.50 DMark, zuzüglich Postgebühren.

Nachdruck: Der Verlag behält sich das ausschließliche Recht der Vervielfältigung und Verbreitung aller in dieser Zeitschrift zum Abdruck gelangenden Beiträge sowie ihrer Verwendung für fremdsprachige Ausgaben vor.

Sonderdrucke: Den Verfassern von Originalbeiträgen und Kurzen Originalmitteilungen stehen 75 Exemplare kostenfrei zur Verfügung.

Anzeigen werden von der Anzeigenabteilung des Verlages (Berlin W 35, Reichpietschufer 20 [Britischer Sektor], Tel. 91 03 46) angenommen. Die Preise wolle man unter Angabe der Größe und des Platzes erfragen.

Vertriebs-Vertretungen des Verlages im Ausland:

Schweiz	Lange, Maxwell & Springer A.G., Basel, Schützenmattstraße 43
Frankreich	Lange, Maxwell & Springer S.A., 24, Rue des Ecoles, Paris (Ve)
England, USA. und übriges Ausland	Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London, W. C. 2

Springer-Verlag

Berlin · Göttingen · Heidelberg

Redaktionelle Hinweise.

I. Allgemeines.

1. Bei der Einsendung von Manuskripten an „Die Naturwissenschaften" bittet die Redaktion die Herren Autoren, stets im Auge zu behalten, daß die Zeitschrift in erster Linie den Wünschen und Interessen des weiten Kreises ihrer Leser zu dienen hat und daß daher ihnen gegenüber Sonderwünsche der Herren Autoren in bezug auf Inhalt, Form und Umfang ihrer Veröffentlichung zurücktreten müssen, falls die Redaktion dies für erforderlich hält.

2. Vor allem bittet die Redaktion, von der Einsendung von Aufsätzen Abstand zu nehmen, die nur für einen eng begrenzten Leserkreis verständlich und von Interesse sind, und die daher in einer Fachzeitschrift ihren richtigen Platz haben. Ausnahmen bilden knapp gefaßte Schilderungen der Ergebnisse eben fertiggestellter Arbeiten; für diese ist die Rubrik „KOM" („Kurze Originalmitteilungen") vorgesehen. Wegen Platz- und Papiermangels sind allerdings auch hier gewisse Einschränkungen nötig. In bezug auf den Inhalt: Angenommen werden können nur wirklich wichtige Arbeiten (z. B. keine bloßen Analogiearbeiten). In bezug auf den Umfang: Im Durchschnitt kann für eine einzelne KOM nur der Raum einer Spalte (etwa 1000 Silben) zur Verfügung gestellt werden.

3. Autoren, namentlich solche, welchen die Gepflogenheiten bei Veröffentlichungen in den „Naturwissenschaften" noch nicht bekannt sind, werden gebeten, in die ausführlichere Darstellung der allgemeinen redaktionellen Richtlinien Einblick zu nehmen, welche in Heft 1 des 33. Jahrganges abgedruckt sind. Ergänzend sei hier bemerkt, daß die Rubrik „Tagesnotizen" in Zukunft nicht fortgeführt wird, daß also Einsendungen für diese zwecklos sind.

II. Spezielle Hinweise.

Alle Sendungen und Zuschriften sind zu richten an:
Redaktion der Naturwissenschaften,
(20b) Göttingen, Bürgerstraße 50.

In sämtlichen Fällen erhalten die Autoren eine Bestätigung über das Eintreffen von Manuskripten sowie über deren Annahme oder Ablehnung. In den Aufsätzen sind seltene und nur einem kleinen Leserkreis verständliche Fachausdrücke nach Möglichkeit zu vermeiden oder in einer Fußnote kurz zu erläutern. Literaturzitate sind fortlaufend zu numerieren; die angeführten Arbeiten werden dann in einem Literaturverzeichnis am Schluß der Arbeit zusammengestellt. Bei Erläuterung des Textes durch Figuren ist überflüssiger Aufwand zu vermeiden. Figurenvorlagen für Strichätzungen sind so sorgfältig herzustellen, daß nach ihnen ohne weitere Rückfragen Reinzeichnungen angefertigt werden können. Diese werden zur Zeitersparnis den Autoren im allgemeinen nicht vorgelegt, sondern seitens der Redaktion kontrolliert.

Photographische Abbildungen (Autotypien) können gebracht werden, soweit sachlich erforderlich. In vielen Fällen läßt sich jedoch das Wesentliche durch eine (leichter reproduzierbare) Zeichnung ebensogut zeigen.

Korrekturen.

Die Autoren erhalten in jedem Fall eine Fahnenkorrektur, deren umgehende Erledigung und Rücksendung (mit einem Vermerk, ob der Beitrag druckfertig oder eine Revision erforderlich ist) erbeten wird.

Besprechungsexemplare.

Es wird gebeten, von der unverlangten Zusendung von Büchern, besonders kleineren Broschüren und Zeitschriften-Heften, abzusehen und zunächst eine Anfrage an die Redaktion zu richten, die dann von sich aus Exemplare anfordern wird. — Für die Rückgabe unverlangter Sendungen kann keine Gewähr übernommen werden.

Integralgleichungen

Einführung in Lehre und Gebrauch

Von

Dr. phil. **Georg Hamel**

o. Professor an der Technischen Hochschule Berlin

Mit 19 Abbildungen im Text. Zweite, berichtigte Auflage. VIII, 166 Seiten. 1949. DMark 15.60

Die Neuauflage dieses Buches, das aus Vorlesungen des Verfassers entstanden ist und in allen seinen Teilen den Charakter von Vorlesungen behalten hat, füllt eine empfindliche Lücke auf dem mathematischen Büchermarkt wieder aus. Jeder Studierende, der in dieses Gebiet eingeführt werden will, sollte zu diesem Buche greifen. Durch eine lebendige und fesselnde Darstellung macht der Verfasser den Leser mit Hilfe von vielen Anwendungen mit der Theorie der Integralgleichungen vertraut und führt ihn bis zu neueren Forschungsergebnissen. Von der Lektüre dieses Buches wird der Leser einen bleibenden Gewinn haben, besonders dann, wenn er reichlichen Gebrauch von der angegebenen Originalliteratur macht. *„Zeitschrift für Naturforschung."*

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

DIE NATURWISSENSCHAFTEN

37. Jahrgang Heft 12 (Zweites Juniheft) 1950

Die Tätigkeit des Statolithenapparats im Wirbeltierlabyrinth*).

Von Erich von Holst.

Im Jahre 1935 machte der Verfasser an der Zoologischen Station in Neapel die Beobachtung, daß bei Fischen neben dem Labyrinth auch das Auge ein Gleichgewichtsorgan darstellt. Auf diesem Phänomen gründet das experimentelle Verfahren, das später zu einer quantitativen Analyse der Funktion des Statolithenapparats führte, worüber dieser Aufsatz berichtet. So verdankt der Verfasser auch diese Ergebnisse der Zoologischen Station; und er widmet sie dankbar ihrem Leiter, seinem verehrten väterlichen Freund Reinhard Dohrn, *zum 70. Geburtstag am 13. 3. 1950.*

Das Wirbeltierlabyrinth (Fig. 1) erfüllt, wie man weiß, mehrere Aufgaben: eine Region dieses flüssigkeitsgefüllten Hohlraumsystems, der *Sacculus* mit einer Ausbuchtung, der Lagena (die sich bei den Säugern zur „Schnecke" aufrollt), dient dem *Hören*; die andere, der *Utriculus* mit seinen drei zueinander rechtwinklig stehenden *Bogengängen*: der *Gleichgewichts-* und *Lageorientierung*. Nach einer mehr als sechs Jahrzehnte alten Theorie (Mach, Breuer) registriert der Bogengangsapparat Drehbeschleunigungen. Schöne Experimente von Steinhausen an Fischen bestätigen 40 Jahre später diese Ansicht: In einer Erweiterung jeden Bogengangs liegt eine große elastische Klappe, die Cupula, in deren Basis Sinneshaare hineinragen. Wird nun die Cupula durch Flüssigkeitsströmung aus ihrer Ruhelage abgelenkt (wie es bei Drehbeschleunigung der Fall sein muß), so treten „kompensatorische" Stellungsänderungen der Augen und Gliedmaßen auf, die so lange andauern, bis die Cupula ihre Ausgangslage wieder innehat. Ein solcher Apparat ist geeignet, dem Organismus Abweichungen von seiner geradlinigen Bewegungsbahn anzuzeigen, nicht aber eine Orientierung im Schwerefeld der Erde zu ermöglichen. Diese Aufgabe, die Anzeige der Lotrechten, übernimmt der *Statolith* im Utriculus (Fig. 2), ein flacher Stein von hohem spezifischem Gewicht, der einem von elastischer Gallerte umgebenen Sinneshaarepithel aufliegt, und zwar so, daß er bei *Normalstellung* des Kopfes *horizontale* Lage hat. Ein bis mehrere weitere, etwa vertikal orientierte, Steine im Sacculus und in der Lagena sind — diese Regel gilt cum grano salis bei allen Wirbeltieren — für die Lageorientierung bedeutungslos.

Die Frage, *wie* der Utriculusstatolith wirkt, ist heute umstrittener als je. Man nahm früher vielfach an, der Statolith reize das ihm unterlagerte Sinnesepithel durch sein Gewicht. Breuer meinte dagegen, er sei auf seiner Unterlage gleitend verschiebbar und reize das Sinnesepithel bei Neigung des Kopfes durch eine *Scher*kraft parallel zur Auflagefläche. Vor etwa drei Jahrzehnten entwickelte dann der bekannte Labyrinthforscher Magnus die Ansicht, der am Epithel *hängende* Statolith löse durch *Zug* maximale Reizwirkung aus. Auch diese Auffassung, von deren Entstehung gleich die Rede sein wird, konnte sich nicht allgemein durchsetzen. Manche Beobachtungen scheinen nämlich am besten zur Druck-, andere zur Scherungs- und wieder andere zur Zughypothese zu passen; und so ist es verständlich, daß immer neue

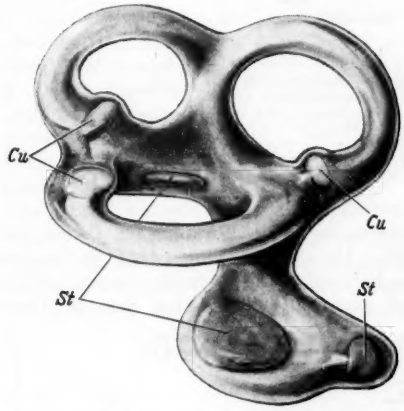


Fig. 1. Skizze eines Fischlabyrinths in Seitenansicht. *Cu* Cupula; *St* Statolith.

und kompliziertere Erklärungsversuche auftauchten. Von ihnen sei nur die heute recht beliebte „hydrostatische" Drucktheorie genannt (Werner 1940, Mygind 1948), laut der örtlich begrenzte kleine hydrostatische Druckunterschiede im Sinnesepithel, die bei Neigung des Kopfes auftreten (und die außerdem noch vom Sinnesepithel örtlich verschieden beantwortet werden sollen), den eigentlich adäquaten Reflexreiz darstellen.

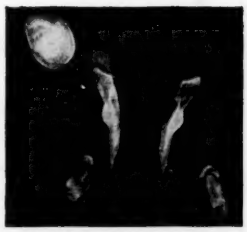


Fig. 2. Natürliche Lage der Statolithen im Innern des uneröffneten, aber entpigmentierten und durchsichtig gemachten Fischkopfes (Gymnocorymbus) in Ansicht von unten; man sieht einen Utriculusstein (der andere war operativ entfernt) von der Breitseite, Sacculus- und Lagenasteine von der schmalen Kante. (Methode, Präparat und Photo unseres Mitarbeiters W. Ahrens.)

Ähnliche Unklarheit herrscht in der Frage nach der *Zusammenarbeit* zwischen rechtem und linkem Utriculus, wo die Alternative: *Tropotaxis*, d.h. antagonistisches Spiel zweier Partner, die sich ins Gleichgewicht setzen müssen, oder: *Telotaxis*, d.h. gleichsinnige Zusammenarbeit beider in ihrer Wirkung sich unterstützender Partner, noch nicht beantwortet ist, weil auch hier

*) Verkürzte Fassung eines bei der Tagung der „Deutschen Physiologischen Gesellschaft" August 1949 gehaltenen Vortrags. (Einzelheiten und genauere Schriftenhinweise in einer in der Z. vergl. Physiol. 1950 erscheinenden Arbeit.)

manches für die eine, manches für die andere Deutung spricht. Volle Einigkeit besteht nur darin, daß der Statolithenapparat sehr kompliziert arbeitet; vorsichtige Untersucher (z. B. O. Lowenstein 1949) halten trotz des sich türmenden Tatsachenmaterials eine Theorie für noch verfrüht.

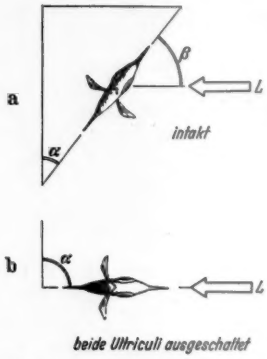


Fig. 3a u. b. Einstellung eines intakten (a) und eines beider Utriculusstatolithen beraubten (b) Fisches bei horizontalem Lichteinfall (*L*) in Ansicht von vorn. α = Winkel zwischen Hochachse und Lotrechter; β = Winkel zwischen Hochachse und Lichteinfall.

Ich will versuchen, Ihnen im folgenden darzulegen, daß der Statolithenapparat ein *sehr einfach* arbeitendes Organ ist, das gerade *durch* diese Einfachheit seine Aufgabe: die *Anzeige der Lotrechten*, in wunderbarer Weise erfüllt.

Drei Fragen sollen zunächst geklärt werden: 1. Welches ist der adäquate Reiz? 2. Wie arbeiten rechter und linker Utriculus zusammen? 3. Welche quantitative Beziehung besteht zwischen der physikalischen Reizursache und ihrer physiologischen Wirkung im Gleichgewichtszentrum? Um diese Fragen zu beantworten, müssen wir die *Reizgröße* variieren und eine eindeutige *Reizreaktion* quantitativ registrieren können. Da unser

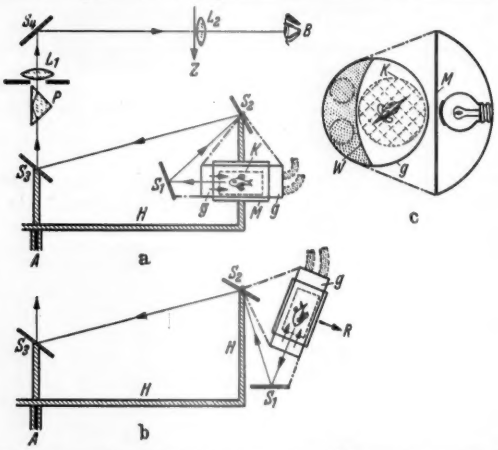


Fig. 4a—c. Skizze der Zentrifuge (zur Vergrößerung des mechanischen Feldes). a in Ruhe; b im Umlauf; c Fischgefäß in Ansicht von vorn, wie es dem Beobachterauge (*B*) erscheint. *A* Zentrifugenachse; *M* beleuchtete Milchglasscheibe; *Z* Zeiger, der mit der Fischhochachse in Deckung gebracht wird; *W* schwarze Sammetwand. Die mit Pfeilen versehene Linie in Fig. 4a deutet den Weg an, den das Bild des Fisches zum Auge des Beobachters nimmt. Weitere Erläuterung im Text.

Sinnesapparat eine Orientierung im Schwerefeld ermöglicht, so muß die physikalische Reizursache jedenfalls eine mechanische sein; die mechanische Kraft, die auf den Statolithen wirkt, können wir aber vergrößern durch Zufügen eines Zentrifugalfeldes zum Schwerefeld. Schwieriger ist die Frage, welche Reizwirkung man messend verfolgen könnte.

Gewöhnlich bedient man sich hierbei bestimmter „kompensatorischer Lagereflexe" der Gliedmaßen oder des Auges. Doch führt solche Reflexmessung leicht zu subjektiven Deutungen, was am Beispiel der Magnusschen Zugtheorie erläutert sei: Magnus beobachtete bei Säugern, daß (in der Enthirnungsstarre) der Tonus der Extremitätenstrecker in Normallage am geringsten ist, und daß er, wenn man das Tier um irgendeine Achse zunehmend kippt, seitensymmetrisch ansteigt und in Rückenlage ein Maximum erreicht. Da nun in Rückenlage der Utriculusstatolith an seinem Sinnesepithel hängt, so schloß Magnus, daß Hängen (= Zug) den stärksten Reizzustand bewirke. Nun wissen wir aber, und auch Magnus war das bekannt, daß die Beugemuskeln sich gerade umgekehrt verhalten, indem sie in Normallage am stärksten angespannt sind. Hätte Magnus diese Muskeln als Indikatoren verwendet, so hätte er nicht der Zug-, sondern der Drucktheorie huldigen müssen. Noch unklarer wird die Situation, wenn man, genauer vorgehend, nicht ganze Muskelgruppen, sondern Einzelmuskeln zu Rate zieht: registriert man z. B. (Lorente de No) die Spannung eines Augenmuskels in Abhängigkeit von der Kopflage, so zeigt sich, daß diese Spannungskurven für verschiedene Muskeln keineswegs gleichlaufen, sondern ihre Gipfel bei verschiedenen Kopfstellungen besitzen. Die übliche Reflexmessung ist also kein brauchbares Verfahren, um genaue Auskunft über den Reizzustand im Sinnesorgan zu erhalten. Uns bleibt nur die *normale* Gleichgewichtslage, in der *keine Lagekorrekturen* auftreten, als eindeutig definierte motorische Situation („reflexlose Lage") übrig.

Man müßte folglich den Versuch so einrichten können, daß die Normallage selbst sich mit der Änderung der mechanischen Kraft, die am Statolithen angreift, gesetzmäßig ändert. Dieses sehr spekulativ erscheinende Postulat läßt sich nun bei Fischen tatsächlich erfüllen. Denn diese Tiere besitzen in ihren Augen ein zusätzliches Organ der Lageorientierung (v. Holst), das sie immer mit dem Rücken dem Lichteinfall hinzuwenden trachtet (Fig. 3). Fische nach Entfernung der Utriculusstatolithen schwimmen stets mit dem Rücken genau zum Licht gewendet umher; bei horizontalem Lichteinfall z. B. steht ihre Hochachse (Dorsoventralachse) horizontal. Wird jedoch der intakte Fisch seitlich beleuchtet, so nimmt seine Hochachse, die der Statolithenapparat lotrecht, der optische Apparat waagerecht einzustellen trachtet, eine mittlere Schräglage ein, die (ceteris paribus) mit wachsender Helligkeit zunimmt. Man wird erwarten, daß mit „Gewichts"zunahme der Statolithen der Fisch sich aufrichtet, also der Winkel α zwischen Hochachse und Lotrechter sich verringert. Aus der Messung dieses Vorgangs sollte sich wohl die Antwort auf die Frage nach dem adäquaten Reiz ergeben.

Fig. 4a skizziert die Versuchsanordnung. Der Fisch schwimmt in einem kleinen Käfig *K* in einem Versuchsgefäß *g* gegen eine Wasserströmung (⇄). Das Gefäß ist auf einem Zentrifugenarm *H* so montiert, daß es beim Umlauf der Zentrifuge (Fig. 4b) frei auspendeln kann. Das Gefäß — und ebenso auch der Fisch — stellen ihre Längsachse stets in eine Ebene senkrecht zur *Resultierenden R* von Schwerkraft und Zentrifugalkraft ein, die wir hinfort die *mechanische Feldstärke F* nennen wollen. Seitlich wird dem Fisch eine leuchtende Fläche *M* geboten (Fig. 4c), so daß er in einem bestimmten Winkel α von der Richtung dieser mechanischen Kraft abweicht. Durch ein System von Linsen (L_1—L_3), Spiegeln (S_1—S_4) und einem in halber Umlauffrequenz mitdrehenden Umkehrprisma (*P*), (die Umlauf und Ausschwenkung des Gefäßes optisch kompensieren), wird der Fisch vom Beobachter *B* immer genau von vorn in Richtung seiner Längsachse betrachtet. Unsere Versuchstiere, hauptsächlich „Tetra" (Gymnocorymbus) und „Scalare" (Pterophyllum) sind schmal wie lebende Zeiger und stehen im strömenden Wasser so ruhig, daß die Ablesung des Neigungswinkels bis auf 1° genau leicht möglich ist. Ich brauche auf die komplizierten Einzelheiten der Anordnung nicht näher einzugehen. Wir können uns einfach denken, daß in diesem Versuch das *„Gewicht" des Statolithen in meßbarer Weise vermehrt* wurde.

Sie ersehen aus Fig. 5, daß mit der Zunahme des Statolithen„gewichts" der Neigungswinkel α tatsächlich abnimmt. Die Meßwerte stammen von sieben verschiedenen Fischarten; das Ergebnis ist für alle das gleiche: der Neigungswinkel nimmt nur wenig ab,

wenn der Ausgangswert von α nahe bei 0° oder bei 90° liegt. Dagegen nimmt α sehr stark ab, d. h. der Fisch richtet sich erheblich auf, wenn der Ausgangswert um 45° liegt.

Die fünf ausgezogenen Mittelkurven sind nun identisch mit mathematischen Kurven, die der einfachen

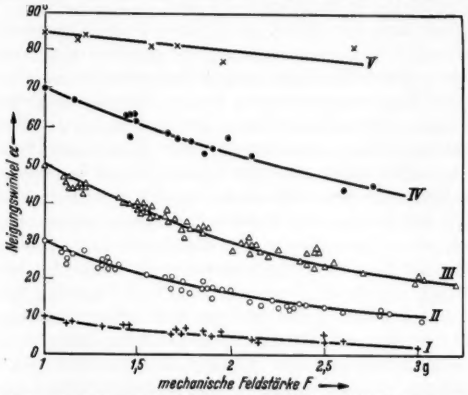


Fig. 5. Verhalten bei erhöhter mechanischer Feldstärke (s. Fig. 4) (bei horizontalem Lichteinfall, für fünf verschiedene Helligkeiten, d. h. fünf verschiedene Ausgangsschräglagen) *I* bis *V*. Die mechanische Feldstärke *F* (das Statolithen„gewicht") ist in Vielfachen der Erdschwere *g* angegeben.

Formel *cotangens* $\alpha \sim F$ folgen. Wenn wir ein Dreieck zeichnen (Fig. 6), dessen Katheten die Richtung des Lichts (*L*) und der mechanischen Kraft (F_1) anzeigen, während die Hypothenuse durch die Hochachse des Fisches verläuft, dann stellt der Fisch bei Verdopplung der mechanischen Kraft (F_2) sich so ein, wie die

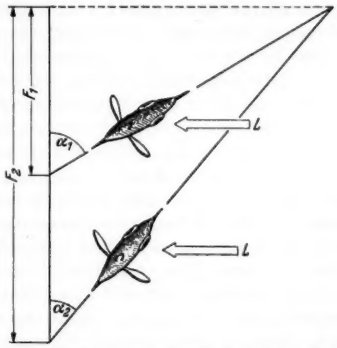


Fig. 6. Skizze zur Erläuterung der Gleichgewichtseinstellung des Fisches bei konstantem, horizontalem Licht (*L*) und Verdopplung des Statolithen„gewichts" (F_1, F_2).

Hypothenuse verläuft, wenn man die senkrechte Kathete (cotangens α) verdoppelt. Der Fisch verhält sich so, *als wäre* er eine mechanische Waage, deren Arme durch ein senkrecht ziehendes (veränderliches) und ein waagerecht ziehendes (konstantes) Gewicht belastet sind (Fig. 7).

Es liegt nahe, zu fragen, ob diese Beziehung auch noch gilt, wenn der Statolith *leichter* gemacht wird. Das ist durch einen Kunstgriff möglich: wir haben zunächst in modifizierten Zentrifugierversuchen festgestellt, daß eine Kraft, die an den Statolithen *in Richtung* der Körperlängsachse wirkt, auf die Einstellung des Fisches *um* seine Längsachse, also auf den Winkel α, ohne jeden Einfluß ist; Kräfte in verschiedener Richtung werden also getrennt registriert und verarbeitet. Nun haben unsere Versuchsfische die schöne Eigenschaft, ihre Längsachse genau in der Richtung des Wasserstroms einzustellen, auch dann, wenn die Strömung schräg oder senkrecht von oben oder unten her kommt. Bei einem Fisch, der auf diese Weise senkrecht schwimmt (Fig. 8a), wirkt die Schwerkraft *g* genau in Richtung der Längsachse; der Fisch, um die Längsachse statisch unorientiert, stellt sich folglich genau mit dem Rücken zum Licht ein. Wenn man nun durch Änderung der Strömungsrichtung den Fisch allmählich wieder in die Normallage bringt

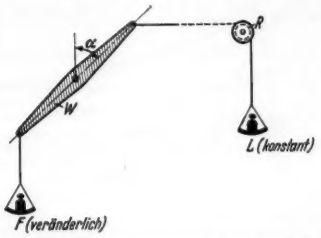


Fig. 7. Waage, die das Verhalten des Fisches bei konstanter Belichtung in verschieden starken mechanischen Feldern veranschaulicht. (*W* Waagebalken; *R* Umlenkrolle; *L* Lichtkomponente; *F* mechanische Komponente; nur die Änderung der letzteren bestimmt hier das Verhalten des Fisches.)

(Fig. 8b), so entsteht am Statolithen eine Schwerekomponente (*K*) *senkrecht* zur Längsachse des Tieres. Gleichzeitig weicht der Fisch um seine Längsachse von der Richtung dieser wirksamen mechanischen

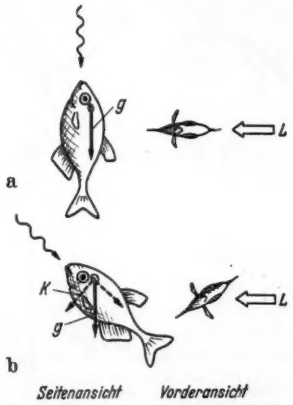


Fig. 8a u. b. Erläuterung des Verhaltens des mit senkrecht oder schräg stehender Längsachse schwimmenden Fisches, links in Seitenansicht, rechts in Ansicht von oben (in Längsachsenrichtung) bei horizontalem Lichteinfall (*L*). ⦚ = Richtung der Wasserströmung. Erläuterung im Text.

Komponente um so viel ab, als es der jeweiligen Größe *dieser* mechanischen Kraft*komponente* — bei Einhaltung der Cotangensregel — entspricht. Damit ist gezeigt, daß die Regel für ein Statolithen„gewicht" von Null bis zum Dreifachen des Normalwertes gilt.

Diese überraschend einfache Beziehung erlaubt einige interessante Schlüsse; so z. B. läßt sich aus ihr ableiten, daß ein logarithmisches Reiz-Reaktionsverhältnis ausgeschlossen ist. Doch auf die Frage nach dem adäquaten Reiz gestattet sie noch keine eindeutige Antwort, weil das Experiment noch zu viele Veränderliche enthält.

Im geschilderten Zentrifugierversuch ändern sich ja drei Größen: 1. Das „Gewicht" des Statolithen, 2. die Richtung, in der es auf das Sinnesepithel wirkt[1]), und 3. die Richtung des Lichteinfalls ins Fischauge[1]), während nur die Helligkeit konstant bleibt. Da wir von keiner dieser Variablen wissen, was sie für sich

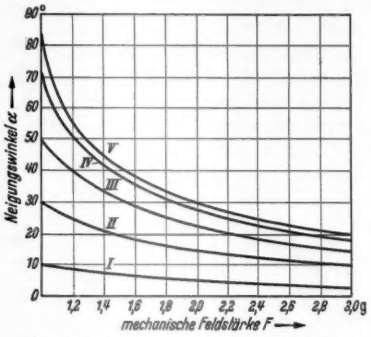


Fig. 9. Verhalten bei erhöhter mechanischer Feldstärke (wie Fig. 5), jedoch mit konstant gehaltenem Lichteinfallswinkel in das Fischauge (Winkel β der Fig. 3a) für fünf verschiedene Helligkeiten (*I* bis *V*) (die Meßwerte streuten etwa wie in Fig. 5).

allein bewirkt, so müssen wir mindestens eine von ihnen konstant zu halten suchen. Es ist nun in der Tat möglich, den Winkel, in dem das Licht in das Fischauge tritt (Winkel β der Fig. 3a) (durch Mitdrehen des Versuchsgefäßes mit der Fischeinstellung) unverändert

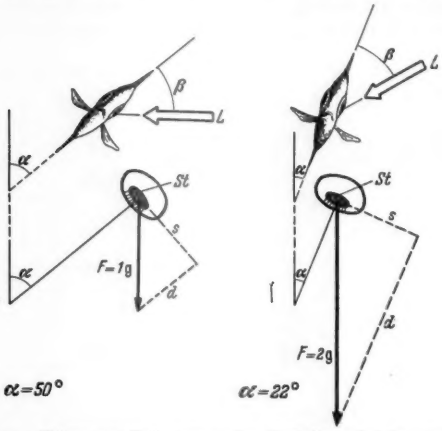


Fig. 10. Skizze zur Erläuterung des Verhaltens bei konstanter Helligkeit und gleichbleibendem Lichteinfallswinkel (β) ins Fischauge nach Verdopplung des Statolithen„gewichts" von 1 g auf 2 g. Unter dem Fisch ist jeweils ein Statolith (*St*) gezeichnet; die an ihm wirkende mechanische Kraft (*F*) ist in eine Scherungskomponente (*s*) und eine Druckkomponente (*d*) zerlegt. Der Fisch stellt sich jeweils so ein, daß *s* konstant bleibt.

zu halten, und so die unbekannte Wirkung verschieden gerichteten Lichteinfalls ins Auge zu beseitigen. Fig. 9 zeigt uns jetzt die Änderung von α, aufgetragen über der Änderung der mechanischen Kraft für fünf verschiedene Ausgangswerte von α. Sie sehen, daß nun ein ganz anderes Bild entsteht als in Fig. 5. Je größer der Ausgangswert von α ist, desto mehr stellt der Fisch sich in Richtung der „Lotrechten" ein, wenn wir das Statolithen„gewicht" ansteigen lassen. Zeichnen wir wieder ein rechtwinkliges Hilfsdreieck (Fig. 10) jedoch jetzt so, daß die Hypothenuse die mechanische Feldstärke und -richtung (*F*) angibt, während die Katheten (*s*, *d*) durch die Hoch- und Querachse des Fisches gehen, so ergibt sich für jede der fünf Kurven der Fig. 9 die schlichte Aussage: Sinus α = konstans (Sinusregel). Mit dieser Feststellung haben wir zugleich auch die Antwort auf unsere Frage in Händen.

Bedenken Sie bitte, daß wir ja stets normale („reflexlose") *Gleichgewichtslagen* messen, und daß ferner in diesem Fall die *optische* Reizsituation in jeder der fünf Kurven *unverändert* bleibt. Folglich muß der *adäquate*, physikalische Reiz, auf den das Utriculusepithel anspricht, ebenfalls in jeder Kurve eine konstante Größe besitzen, denn sonst würden ja Gleichgewichtsreaktionen auftreten, die den Fisch in eine andere (als die von uns registrierte) Lage bringen. Die durch sin α bezeichnete Kraftkomponente ist aber gerade die Kraft in Scherungsrichtung (Fig. 10). Die Scherung bleibt mit steigender Feldstärke gleich groß, während der Druck bis auf ein Mehrfaches ansteigt. Wenn wir die optische Situation konstant halten und das Statolithen„gewicht" erhöhen, dann stellt sich der Fisch ganz einfach immer so ein, daß der Scherungsanteil gleich bleibt, und die Gewichtszunahme des Steines auf die Druckkomponente abgeladen wird. Damit ist wohl die Frage nach dem *adäquaten Reiz* — im Sinne der alten Vorstellung Breuers — beantwortet: Es ist die *Scherung*.

Wenden wir uns nun zur zweiten Frage! Um die Zusammenarbeit von rechtem und linkem Utriculus zu erkennen, liegt es nahe, das eine Organ auszuschalten und zuzusehen, was sein Partner für sich allein leistet. Gehen wir davon aus, daß der Utriculusstatolith in der Normallage des Kopfes horizontal liegt, also keine Scherungskraft und mithin keinen Reiz ausübt, so wäre nach einseitiger Operation zu erwarten, daß die normale Gleichgewichtshaltung ganz unverändert bestehen bliebe. Doch ist das gerade Gegenteil der Fall! Man weiß seit langem, daß dieser Eingriff (oder auch die Zerstörung des ganzen Labyrinths auf einer Seite) bei allen Wirbeltieren ganz einheitlich einen katastrophalen Ungleichgewichtszustand zur Folge hat, den man kurz als *andauernde Drehtendenz zur Operationsseite hin* bezeichnen kann. Der rechts operierte Fisch rotiert beim Vorwärtsschwimmen um seine Längsachse im Uhrzeigersinn, das laufende Kaninchen rollt, wie schon Magnus feststellte, zugleich nach rechts und selbst in der Ruhe macht sich dieses Ungleichgewicht noch als starke Neigung des Körpers oder Drehung des Kopfes im gleichen Drehsinn bemerkbar. Langhalsige Vögel können dabei den Hals spiralig um mehr als 360° verdrehen.

Dieses imposante Phänomen, für sich allein betrachtet, würde den Schluß nahelegen, daß beide Partner tropotaktisch, d. h. als Gegenspieler, die sich gegenseitig ins Gleichgewicht bringen müssen, funktionieren. Wenn das stimmte, dann könnte aber nicht Scherung der adäquate Reiz sein, weil diese Kraft ja bei Normallage des Kopfes den Wert Null erreicht. Hier liegt ein Widerspruch vor, der Klärung fordert.

Wir haben uns zunächst gefragt: Wie geschieht die Gleichgewichtseinstellung um die Querachse? Für diese kommen nämlich aus anatomischen Gründen nicht zwei gegeneinander arbeitende Partner (etwa einer im Kopf und einer im Schwanz) in Frage; die

[1]) Denn der Fisch ändert ja aktiv seine Einstellung.

Orientierung kann hier nicht tropotaktisch sein; und wenn sie es um die Längsachse wohl ist, so wäre um die Querachse eine *andere* Wirkungsweise des statischen Apparates zu erwarten. Eine Wiederholung unserer Zentrifugierversuche unter diesem Aspekt ergab indessen, daß auch die Orientierung um die Querachse genau dem gleichen Rezept folgt, das wir bereits kennen (Cotangens- und Sinusregel). So kamen wir auf den Verdacht, daß das „tropotaktische" Verhalten nach einseitiger Entstatung vielleicht gar nichts mit dem Statolithenreiz selbst zu tun habe — und dieser Verdacht hat sich vollkommen bestätigt!

Angenommen, die Drehtendenz nach einseitiger Operation würde durch den Reiz des erhalten gebliebenen Statolithen verursacht, dann sollte sie verschwinden, wenn wir den Fisch mit senkrechter Achse schwimmen lassen; denn hier hat, wie wir schon wissen, der *in* Längsachsenrichtung scherende Stein keinen Einfluß auf die Einstellung *um* die Längsachse. Das Erwartete tritt indessen nicht ein: die Drehtendenz bleibt *quantitativ* bestehen. Andererseits sollte, wenn wir den übriggebliebenen Statolithen im Zentrifugierversuch „schwerer" machen, also den Reiz erhöhen, die Drehtendenz entsprechend zunehmen. Und auch hier zeigt sich das Gegenteil: mit *zunehmendem* Statolithen-„gewicht" nimmt (bei allseitig diffusem Lichteinfall) diese postoperative Drehtendenz gesetzmäßig *ab*! Das Verhalten des seitlich beleuchteten Tieres ist ganz sinnentsprechend; es läßt sich durch das Modell der schon erwähnten Waage darstellen, indem wir ihr durch ein über eine Schnurrolle angefügtes zusätzliches Gewicht ein *konstantes, lageunabhängiges* Drehmoment erteilen (Fig. 11).

Aus alledem folgt, daß die besagte Drehtendenz eine *andere* Ursache haben muß, als den einseitigen Ausfall des physikalischen Reizes, den der Statolith auf sein Sinnesepithel ausübt. Für unsere Fragestellung aber: tropotaktische oder telotaktische Zusammenarbeit beider Partner, ergibt sich die klare Antwort: gleichsinniges, *telotaktisches Zusammenspiel* — so wie es ja auch schon nach der Tatsache, daß Scherung der adäquate Reiz ist, zu erwarten war. In welcher quantitativen Weise beide Statolithen zusammenwirken, das werden wir noch erfahren. — Doch was verursacht die postoperative Drehtendenz?

Dazu lassen Sie uns einen Augenblick einhalten und einen historischen Rückblick einfügen. Als der Physiologe EWALD in den neunziger Jahren berühmt gewordene Labyrinthexperimente an Tauben machte, da stellte er fest, daß die Zerstörung des Sinnesepithels eines Bogengangs einen erheblich größeren Ausfall verursacht, als die bloße Blockierung der Strömung im Bogengang. Und er fand weiterhin, daß die Zerstörung beider Labyrinthe nicht allein die (statische) Gleichgewichtsorientierung aufhebt, sondern außerdem noch eine allgemeine „Atonie" und Kraftlosigkeit der Muskulatur zur Folge hat. So kam er zu der Vorstellung, daß vom Labyrinth — auch im ungereizten Ruhezustand — ständige Impulse ins Zentralnervensystem fließen und dieses, und damit die Bewegungsmuskulatur, in einen erhöhten „Dauertonus" versetzen müßten. Zu dieser umstrittenen „*Tonustheorie*" des Labyrinths haben sich nach und nach immer mehr Forscher bekannt, bis schließlich SAND und LOWENSTEIN durch Aktionsstromableitungen an Fischen direkt zeigen konnten, daß durch die Sinnesnerven der Bogengangscupulae und des Utriculusstatolithen in der Tat schon in der normalen Ruhelage des Kopfes ein ständiger Strom von Impulsen fließt, deren Frequenz bei Kopfdrehungen (Cupulae) oder Stellungsänderung des Kopfes (Statolith) nur modifiziert, und zwar je nach dem Drehsinn bzw. je nach der Neigungsrichtung vermehrt oder vermindert wird. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß diese Daueraktivität auf einer *Ruheautomatie der Sinneszellen* selbst beruht. Es liegt nun sehr nahe, anzunehmen, daß diese Automatie des ungereizten Sinnesepithels die alleinige Ursache der postoperativen

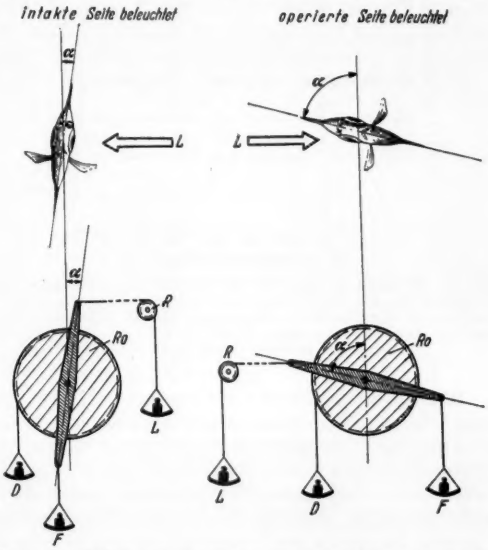


Fig. 11. Verhalten des rechtsseitig utriculusoperierten Fisches (in Vorderansicht) bei Beleuchtung (*L*) von der intakten bzw. operierten Seite. Die postoperative Drehtendenz subtrahiert (links) bzw. addiert (rechts) sich der lichtinduzierten Schräglage. Der Fisch verhält sich wie die Waage von Fig. 7, wenn man ihr über eine Fadenrolle (*Ro*) ein zusätzliches Drehmoment (*D*) erteilt.

Drehtendenz ist, die sichtbar zutage tritt, wenn das Sinnesepithel auf der Operationsseite zerstört, auf der Gegenseite aber erhalten und ständig aktiv ist. Ein Experimentum crucis für die Richtigkeit dieses Schlusses wäre der Versuch, den Statolithen einseitig so abzuheben, daß das unterlagernde Sinnesepithel intakt bleibt: dann dürfte nämlich dieses massive Erregungsungleichgewicht *nicht* auftreten.

Als wir mit unsern Versuchen und Gedanken an diesem Punkt angelangt waren, da kam uns in den Sinn, daß dieses Kreuzexperiment möglicherweise schon vor mehreren Jahrzehnten von MAGNUS und seiner Schule (DE KLEIJN) ausgeführt wurde. Diese Autoren haben nämlich Meerschweinchen in der Narkose in einer Zentrifuge so orientiert, daß beim Umlauf die Statolithen abgeschleudert wurden, und sie haben späterhin histologisch festgestellt, daß das Sinnesepithel dabei offenbar intakt bleibt. In den hierüber veröffentlichten Protokollen finden sich nun in der Tat einige Fälle, wo durch Zufall nur der *eine* Utriculusstatolith abgeschleudert wurde, wonach die Tiere sich (wie ausdrücklich festgestellt wird), *symmetrisch* und wie intakte Tiere verhielten, nur daß die Gleichgewichtsreaktionen schwächer waren. Nicht minder schlagend im Sinne unserer Schlußfolgerung

ist die Beobachtung von Magnus, daß nach beidseitiger Abschleuderung der Statolithen eine vorübergehende starke Drehtendenz dann auftritt, wenn man in eines der beiden Labyrinthe eine Kokainlösung injiziert, welche das Sinnesepithel zeitweilig lähmt. Die Richtigkeit unseres Schlusses ist somit auf mehrfache Weise gesichert.

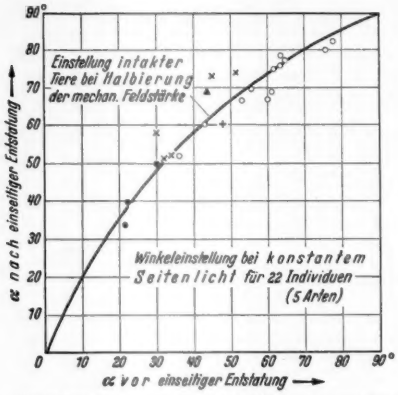


Fig. 12. Verhalten der Fische bei gleichbleibender horizontaler Beleuchtung vor und nach einseitiger Ausschaltung des Statolithen, und zwar nach rechnerischer Elimination der postoperativen Drehtendenz (bzw. nach Abwarten ihres allmählichen Abklingens im Laufe einiger Wochen). Erläuterung im Text.

Wir haben also diese merkwürdige Sachlage vor uns: die Statolithen wirken durch ihren Scherungsreiz als *gleichsinnige* Partner; ihnen unterlagert ist aber ein Neuromechanismus, der durch die beiden als *Gegenspieler* sich ins Gleichgewicht setzenden automatischen Sinnespolster in Gang gehalten wird. Diese arbeiten

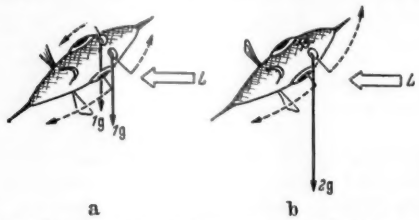


Fig. 13a u. b. Skizze, die das Gleichgewichtsverhalten des intakten (a) und (nach Ausschaltung der postoperativen Drehtendenz) des einseitig operierten Fisches (b) bei konstantem Seitenlicht erläutern soll. Die Schräglage ist die gleiche, wenn in (b) das Statolithen-„gewicht" verdoppelt wird. Da in beiden Fällen die optisch induzierte (durch den Augenpfeil angedeutete) Neigungstendenz sowie der Neigungswinkel gleich ist, muß die statisch induzierte aufrichtende Gegentendenz (zwei Pfeile von beiden Statoapparaten in a, ein Pfeil in b) ebenfalls beide Male gleich groß sein.

zwar nach einem Tropo(=Dreh)prinzip, aber da sie für sich allein ja keine Orientierung im Schwerefeld ermöglichen, sind sie nicht „taktisch" (orientierend); wir können von einem *tropotonischen Apparat* sprechen, der durch einen telotaktischen gesteuert wird.

Wir kommen zur *dritten* Frage: nach der *quantitativen Beziehung* zwischen dem adäquaten mechanischen Reiz, der Scherung, und seiner physiologischen Wirkung im Gleichgewichtszentrum. Bereits das Ergebnis der Zentrifugierversuche deutet auf ein sehr einfaches, nämlich ein lineares Verhältnis hin. Das Verhalten der Fische nach einseitiger Entfernung des Statolithen gibt uns sichere Antwort. Diese Operation hat nämlich, abgesehen von der schon besprochenen Drehtendenz — die sofort in die Augen springt, aber allmählich durch eine zentrale Kompensation zurückgeht[1]) — noch einen *zweiten* Effekt, der nur bei quantitativen Messungen deutlich wird, und der nicht wieder verschwindet. Der Fisch mit nur einem Utriculus stellt sich bei horizontaler Beleuchtung wesentlich stärker zum Licht geneigt ein, als vor der Operation bei derselben Helligkeit. Wir haben den Versuch bei 22 Fischen (von fünf verschiedenen Arten) durchgeführt. Fig. 12 zeigt die α-Werte nach einseitiger Operation, aufgetragen über den α-Werten vor dem Eingriff, bei immer der gleichen Belichtung. Die postoperative Drehtendenz wurde rechnerisch eliminiert (bzw. ihre zentrale Kompensation abgewartet). Die Meßpunkte streuen gleichmäßig um eine Kurve, welche die Lageänderung des *intakten* Fisches bei *Halbierung* der mechanischen Feldstärke (= des Statolithen„gewichts") angibt. Wir können dasselbe anschaulicher auch so ausdrücken: Die nach einseitiger Operation beobachtete Schwächung der statischen Gleichgewichtskomponente wird durch eine Verdopplung der mechanischen Feldstärke und damit der Scherung des erhalten gebliebenen Statolithen genau wettgemacht! Fig. 13 sucht diesen Tatbestand zu erläutern.

Wir erhalten also eine gleich große statische (mechanische) Gleichgewichtskomponente im Zentrum, wenn wir entweder beiden Statolithen eine bestimmte Scherungskraft zuteilen oder nach Ausschaltung der Hälfte aller beteiligten Sinneszellen bei der andern Hälfte die Scherung verdoppeln. Daraus ergeben sich unmittelbar zwei Folgerungen: 1. Zwischen dem Scherungsreiz und seiner physiologischen „Bewertung" im Zentrum besteht *direkte lineare Proportionalität*, und 2. die Wirkung eines Utriculusstatolithen *addiert* sich einfach zur Wirkung des andern Statolithen. Das Zwingende dieser beiden Schlußfolgerungen ist auf bloß anschaulichem Wege nicht darzutun. Es gehört dazu eine ziemlich umständliche mathematische Behandlung unserer gesamten Versuche, die unser Mitarbeiter Heinrich Kaiser durchgeführt hat. Sie zeigt, daß diese Schlüsse sich zwangsläufig aus unseren Meßdaten ergeben.

Betrachten wir nun das *Ergebnis* im Zusammenhang! Es ist nach allem, was ich Ihnen berichtet habe, wohl klar, daß wir die verbreitete These, der Statolithenapparat sei sehr kompliziert, ruhig ad acta legen können. Er ist ein ganz einfaches und gerade dadurch an seine Aufgabe vollendet angepaßtes Organ — ein für den Kenner dieses so verworrenen Forschungsgebietes erstaunliches Ergebnis.

Der Statolithenapparat des Utriculus spricht nur auf Scherung an. Da die Sinneshaare etwa rechtwinklig gegen den Statolithen stehen, bedeutet das vermutlich: Abbiegung der Sinneshaare. Eine ganz entsprechende Abbiegung werden die Sinneshaare der Bogengangrezeptoren beim Ausschwingen der Cupula erleiden. Hier wie dort arbeitet also der Rezeptor in der gleichen Weise. Nur die Verschiedenheit des vorgeschalteten technischen Apparats ermöglicht zwei ganz verschiedene Sinnesleistungen. Das ist ontogenetisch gesehen sehr plausibel; denn alles Sinnesepithel des Labyrinths entsteht aus einem einzigen Zellkomplex, der später in Inseln auseinanderwandert.

[1]) Auf diesen interessanten, von uns quantitativ verfolgten, Prozeß sei hier nicht eingegangen.

Die Tatsache, daß Scherung der adäquate Reiz ist, hat zweierlei zur Folge: 1. hohe Präzision; denn bei Abweichung von der Nullage (Normallage) steigt der Reiz, anders als wenn es Druck oder Zug (Druckabnahme) wäre, sogleich sinusförmig steil an. 2. Die Unterscheidung der verschiedenen Abweichungs*richtungen*, die, wie wir sahen, streng getrennt voneinander registriert werden. Fig. 14a sucht diese zwei Tatsachen in einer räumlichen Figur darzustellen. Je nach Richtung und Größe der Abweichung aus der Nullage bewegt sich der „Reizpunkt" auf der Wand eines nach unten spitz zulaufenden „Kelches". Wäre Druck oder Zug der adäquate Reiz (Fig. 14b), so wäre eine Unterscheidung der verschiedenen Abweichungsrichtungen höchstens durch besondere Hilfsmechanismen möglich. Aus der Sinusform des Reizanstiegs (Fig. 14a) folgt, daß in der Normallage die größte, bei Neigung des Kopfes eine immer geringere Unterschiedsempfindlichkeit (je Winkelgrad Neigung) bestehen muß. Dieser Schluß harmoniert mit der altbekannten Tatsache, daß wir die Richtung der Lotrechten sehr genau angeben können, solange wir selbst den Kopf gerade halten, aber um so ungenauer, je mehr wir den Kopf seitlich neigen. Würde die Druckkomponente registriert (Fig. 14b), so sollte man das Umgekehrte erwarten.

Ein weiteres Kennzeichen der großen Einfachheit und Zweckmäßigkeit des statischen Organs ist die lineare Beziehung zwischen physikalischer Reizursache und physiologischer Reizwirkung, auf deren Diskussion ich hier nicht näher eingehen will. Mit dieser Linearität hängt indessen eine weitere Tatsache zusammen, die ich bisher nicht ausdrücklich erwähnt habe, obwohl sie in unseren Versuchen überall zutage tritt: das *Fehlen jeder Reizgewöhnung oder Adaptation*! Im Prinzip ist diese Erscheinung schon lange bekannt in der gröberen Formulierung, daß Lagereflexe und kompensatorische Augenbewegungen „praktisch unermüdbar" seien. In unseren Versuchen würde, wenn eine Reizadaptation vorhanden wäre, allenthalben eine zeitabhängige systematische Abweichung von der Theorie (die durch das mechanische Waagemodell dargestellt wird) auftreten müssen. Jedoch kommt selbst in Dauerzentrifugierversuchen eine derartige Abweichung nicht vor.

Das lineare Verhältnis von Reiz: Reizwirkung und das Fehlen einer Adaptation hängen offensichtlich damit zusammen, daß die normale Reizursache, die Erdschwere, eine konstante Größe hat. Unter normalen Umständen kann daher der rezeptoradäquate Reiz, die Scherung, die Größe von 1 g nicht überschreiten. Eine merkliche weitere Erhöhung des Reizes kommt nur bei plötzlicher Beschleunigung in Scherungsrichtung in Frage, z. B. wenn ein herabfallendes Tier mit Seitenlage des Kopfes am Boden aufprallt. Hiergegen sind aber alle Organismen, die überhaupt fallen können (Landtiere), durch wirksame „Fallreflexe" gut geschützt, die für ein Auftreffen in normaler (reizloser) Stellung des statischen Apparates sorgen.

Das Fehlen einer Adaptation ist von großer biologischer Bedeutung. Es ermöglicht genaue Feststellung der (passiv oder aktiv eingenommenen) Raumlage auch dann, wenn diese über längere Zeit bestehen bleibt. Nur ein adaptationsfreier Registrierapparat kann überhaupt eine zuverlässige Anzeige der Lotrechten (und damit Lageorientierung) ermöglichen. Stellen wir uns vor, es gäbe eine periphere oder zentrale Reizgewöhnung, dann müßten wir bei horizontaler Lage und geschlossenen Augen das peinliche Gefühl haben, allmählich aufgerichtet zu werden.

Auch in der Zusammenarbeit der beiden statischen Apparate ist das einfachst-mögliche Prinzip verwirklicht: jeder löst für sich allein sämtliche Lagekorrekturen, jedoch mit halber Stärke, aus; und zusammen verdoppelt sich ihre Wirkung. Diese Tatsache macht manche ältere Beobachtung verständlich; so hatten schon MAGNUS' Mitarbeiter gefunden, daß das Ausmaß der kompensatorischen „Raddrehung" des Kaninchenauges bei Neigung um die Querachse auf gerade die Hälfte heruntergeht, wenn ein Labyrinth ausfällt.

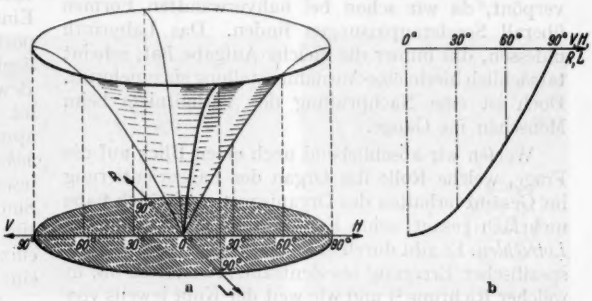


Fig. 14a u. b. Figur zur Erläuterung der Größe und Richtung des Scherungsreizes im Statolithenapparat in Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Abweichung aus der Normallage. *V*, *H*, *R*, *L* bezeichnen die verschiedenen Neigungsrichtungen, der Schnittpunkt ihrer Verbindungslinien die Normallage (Nullage). Mit fortschreitender Abweichung aus dieser Nullage wandert der „Reizpunkt" senkrecht über diesen Verbindungslinien an der Wand der Kelchfigur entlang, bis bei einer Neigung von 90° der Kelchrand (das Maximum des Scherungsreizes) erreicht ist. Fig. 14b gibt die entsprechende — jedoch hier nicht räumliche — Figur für den Fall, daß das Sinnesepithel einheitlich auf Druckänderung anspricht.

Ein Phänomen besonderer Art ist die Daueraktivität oder Automatie des Sinnesepithels, deren Vorhandensein zu zahlreichen scheinbaren Widersprüchen in der Literatur geführt hat, die sich jetzt von selbst auflösen. Diese Automatie ist von großer biologischer Bedeutung. Der ständige Zustrom von Impulsen ins Zentrum hält dieses in einem Zustand dauernder Aktivität, die ihrerseits unter anderem die Ursache des Dauertonus in allen, an der Gleichgewichtshaltung beteiligten Muskeln ist. Doch außerdem ist die Automatie der Rezeptoren für die Funktion des statischen Apparates selbst wichtig: sie beseitigt nämlich jene Störung, die man in der Technik als „Anfangsreibung" bezeichnen würde, und die der Physiologe die *Reizschwelle* nennt. Wenn alle Rezeptoren in der reizlosen Ruhelage inaktiv wären, dann könnte eine Lageänderung, die ein Abbiegen der Sinneshaare verursacht, erst eine Wirkung haben, wenn die Reizschwelle wenigstens einiger Sinneszellen überschritten ist. Besteht aber eine solche Daueraktivität, dann wird schon der kleinste Zusatzreiz modulierend auf diese Spontanentladungen einwirken. Dadurch aber wird die Empfindlichkeit des Apparates (theoretisch fast unbegrenzt) erhöht! In analoger Weise beseitigt man die Anfangsreibung eines um eine Achse sich einstellenden Registriergerätes dadurch, daß man dieser Achse oder dem Achsenlager ständig eine frequente Hin- und Herbewegung oder Vibration erteilt.

Ich möchte vermuten, daß diese Eigentümlichkeiten: Dauerautomatie und lineare Proportionalität zwischen Reiz und Reaktion — so sehr sie von unseren bisherigen theoretischen Vorstellungen abweichen —, auch für andere Rezeptorentypen zutreffen; zum mindesten für die Propriorezeptoren der Halsmuskeln, die ja mit dem statischen Apparat auf das Feinste zusammenarbeiten. Bekanntlich können alle Wirbeltiere mit beweglichem Hals ihren Kopf beliebig neigen, *ohne* daß Lagereaktionen auftreten, solange der Rumpf seine normale Stellung beibehält. Wir wissen, daß die Reizwirkungen aus dem statischen Apparat bei solchen Kopfbewegungen durch entgegengesetzt wirkende Impulse aus den Rezeptoren des Halses genau wettgemacht werden[1]). Das sichere Zusammenspiel dieser beiden — anatomisch so verschiedenen — Partner kann man wohl kaum anders verstehen, als mit der Annahme, daß ihre Funktionsweise dem gleichen Rezept folgt.

Ich habe hier die Funktion des Statolithenapparates so besprochen, als wenn sie vom Fisch bis zum Menschen gleich wäre. Bei anderen Sinnesorganen, wie Auge, Ohr, Riechorgan, wäre solches Vorgehen streng verpönt, da wir schon bei nahverwandten Formen überall Sonderanpassungen finden. Das Labyrinth indessen, das immer die gleiche Aufgabe hat, scheint tatsächlich hierin eine Ausnahmestellung einzunehmen. Doch ist eine Nachprüfung der Verhältnisse beim Menschen im Gange.

Werfen wir abschließend noch einen Blick auf die Frage, welche Rolle das Organ der Lageorientierung im Gesamtverhalten des Organismus spielt. Ich habe mehrfach gesagt, seine Funktion sei die *Anzeige der Lotrechten*. Es gibt durch quantitativ abgestufte Zufuhr spezifischer Erregung ins Zentralnervensystem an, in welcher Richtung[2]) und wie weit der Kopf jeweils von der Lotrechten abweicht — von der Stellung also, die ein mechanisches Lot in der gleichen Situation, in Ruhe oder horizontaler Beschleunigung, einnehmen würde. Diese Formulierung entspricht freilich nicht der üblichen Auffassung, wonach der Statolithenapparat durch bestimmte „*Lagereflexe*" die Normalhaltung festlegt. Wenn man unter einem „Reflex" verstehen will, daß ein bestimmter Reiz eine qualitativ (und quantitativ) eindeutig bestimmte motorische Reaktion auslöst, wie dies etwa bei den Eigenreflexen (Sehnenreflexen) der Fall ist, dann sind die Lagereaktionen in der Tat *keine* Reflexe. Denn alle Tiere können zu Zeiten aktiv *andere* als die sog. „normalen" Lagen einnehmen; z. B. der Stichling, wenn er mit senkrecht gestellter Längsachse einen Rivalen bedroht, wir Menschen, wenn wir unter Wasser in beliebiger Richtung schwimmen usw. Bei solchen abweichenden Einstellungen sind keineswegs, wie die Reflexlehre postuliert, die „Lagereflexe gehemmt"; denn auch hier liegt immer eine bestimmte, durch „kompensatorische" Bewegungen festgehaltene Orientierung zum Schwerelot vor, welche durch Zerstörung des Statolithenapparates unmöglich gemacht wird. Daraus folgt, daß *höhere* zentrale Instanzen darüber entscheiden, welches jeweils die „reflexlose" Normallage sein soll. Das Sinnesorgan — dem Kompaß vergleichbar, dessen sich ein Wanderer bedient, um eine bestimmte Richtung einzuhalten —, hat nicht eine führende, sondern nur eine dienende Aufgabe im Gesamtverhalten.

Max-Planck-Institut für Meeresbiologie, Wilhelmshaven.

Eingegangen am 21. Februar 1950.

[1]) Das Vorhandensein solcher „Halsreflexe" ist seit langem (v. BARANY) bekannt; auf ihr quantitatives Zusammenspiel mit dem Labyrinth, ist, soviel ich sehe, erst jüngst hingewiesen worden (MITTELSTAEDT, Z. vergl. Physiol. **1950**, 439).

[2]) Um Abweichung in jeder Richtung zu registrieren, genügen — analog beiden vertikalen Bogengängen — zwei Rezeptorengruppen, die auf Abweichung um zwei verschiedene horizontale Achsen ansprechen. Elektrophysiologische Daten O. LOEWENSTEINS scheinen diese Annahme zu bestätigen.

Zur Deutung von Beobachtungen mit dem Phasenkontrastverfahren.

Von HANS WOLTER, Kiel.

1. Das Phasenkontrastverfahren nach ZERNIKE [1] bedeutet einen großen Fortschritt der Mikroskopie lebender Objekte; doch müssen die Beobachtungen hier wesentlich vorsichtiger gedeutet werden als bei Hellfeldbeobachtung gefärbter Präparate.

Fig. 1 zeigt Aufnahmen ungefärbter lebender Objekte mit einem Phasenkontrastmikroskop ($^1/_{12}$ Ölimmersion, Achromat). Die Leistungsfähigkeit des Verfahrens wird deutlich durch die Darstellung der schwer nachweisbaren Oberflächenstreifung bei Epithelzellen aus der Mundhöhle (Fig. 1a, vor allem links und rechts) und durch die gute Wiedergabe von Bakterien (Diplokokken in Fig. 1a links, Spirillen und Spirochäten in Fig. 1c und 1d, Sarcinen und anderen in Fig. 1b); Fig. 1d zeigt an einer ruhenden Spirochäte sogar Endgeißeln, deren Dicke weit unter dem Auflösungsvermögen des Mikroskops liegt[1]).

Zugleich geben diese Aufnahmen aber auch Erscheinungen wieder, die gelegentlich zu Fehldeutungen geführt haben. Der Erythrocyt in Fig. 1c rechts hat einen großen hellen Hof, ebenso die Sarcinen und das große Bakterium in Fig. 1b; die Kolonie in Fig. 1d scheint entgegen dem Anblick bei gefärbten Präparaten durch sehr helle Zwischenräume aufgelockert.

2. Diese Erscheinungen haben in dem Verfahren — nicht im Objekt — ihre Ursache. Verf. wies das theoretisch und durch Aufnahmen künstlich hergestellter — also in ihrer Struktur restlos bekannter — Objekte nach[2]). Als solche wurden dünne Zaponlackstreifen auf Glas gewählt.

Fig. 2c zeigt rechts ein solches „Phasengitter" durchsichtiger Zaponlackstreifen, die durch gleich breite Zwischenräume voneinander getrennt sind, in gewöhnlicher Hellfeldbeobachtung. In derselben Aufnahme befindet sich zum Vergleich links das Bild eines ebenso aufgebauten „Amplitudengitters", dessen Streifen aus einem undurchsichtigen Lack bestanden. Die Phasenkontrastaufnahme des gleichen Objekts zeigt Fig. 2b. Die Wirkung des Phasenkontrastverfahrens besteht — wie bekannt — also darin, daß ein Phasengitter als Amplitudengitter abgebildet wird. (Ein Amplitudengitter wird zugleich dabei — leider — unkenntlich.) Zustande kommt diese Wirkung dadurch, daß der Phasenstreifen des Phasenkontrastobjektivs in die Spektren, die jedes Gitter — und überhaupt jedes Objekt — in der hinteren Brennebene des Objektivs erzeugt, eingreift und zwar das Spektrum nullter Ordnung (das ist das vom

[1]) Neuere Beobachtungen des Verf. zeigen, daß auch die Spirochaeta pallida mit dem Phasenkontrastverfahren nachweisbar ist.

[2]) Vorgetragen in Kiel am 29. 11. 1948. Eine ausführliche Arbeit hierzu ist für die Ann. Phys. im Druck.

Gitter in seiner Lage unveränderte Bild der Beleuchtungsblende) um 90° in Phase dreht gegenüber den Seitenspektren[1]). Die Breite des Phasenstreifens und des kongruenten Bildes der Beleuchtungsblende (hier eines linearen Spaltes) war nun in diesem Falle so bemessen, daß die vom Gitter hervorgerufenen Seitenspektren gerade noch völlig frei von dem Phasenstreifen lagen (Fig. 2a), wie die Theorie des Phasenkontrastverfahrens es verlangt; dementsprechend ist das Bild 2b als ideales Phasenkontrastbild ausgebildet.

Diese Bedingung läßt sich aber nicht zugleich für alle Objekte erfüllen, da die Spektren selbst vom Objekt abhängen. Betrachten wir mit dem gleichen Phasenkontrastmikroskop ein Gitter größerer Gitterkonstanten (Fig. 3b), so zeigen die Lackstreifen helle Höfe, während der mittlere Teil der Zwischenräume dunkel abschattiert ist. Sind die Objekte selbst auch breiter (Fig. 3b rechts), so sind sie in der Mitte aufgehellt. Diesen Schattierungen entspricht keinerlei Struktur im Objekt. Sie werden lediglich verursacht durch die bei einer größeren Gitterkonstanten bekanntlich engere Lage der Spektren (Fig. 3a). Die Seitenspektren erster Ordnung werden teilweise mit in Phase gedreht, entgegen der Forderung des Phasenkontrastverfahrens. Nun ist bekannt, daß die Teile des Bildes, die den Sprungstellen des Objekts sehr benachbart liegen, außer durch das Spektrum nullter Ordnung vor allem von den Spektren zweiter und höherer Ordnung ihr Licht erhalten, während die Mitten der Streifen und Zwischenräume vorwiegend von den Spektren erster Ordnung neben dem nullter Ordnung beliefert werden; rufen doch die Spektren erster Ordnung allein eine sinusförmige Lichtverteilung auf der Beobachtungsebene hervor. Daher ist es auch ohne Rechnung verständlich, daß gerade die Mitte der breiten Lackstreifen und der breiten Zwischenräume nicht mehr voll die Wirkung des Phasenkontrastverfahrens zeigen, wenn die Spektren erster Ordnung nicht die erforderliche Phasendrehung gegenüber dem Spektrum nullter Ordnung erfahren.

3. Noch weniger läßt sich bei unperiodischen Objekten, wie z. B. Bakterien und Chromosomen es sind, ein Spektrum nullter Ordnung absondern; denn ein Einzelstreifen hat statt diskreter Spektren nullter, erster Ordnung usw. ein kontinuierliches Spektrensystem, wie die Fig. 4a links für schmale und rechts für einen breiteren Objektstreifen zeigt. In der Phasenkontrastaufnahme solcher Zaponlackstreifen (Fig. 4b) sind schmale Objekte (links) einwandfrei dunkel auf hellem Grunde wiedergegeben; je breiter das Objekt ist (rechts), desto ausgeprägter werden der helle Hof um das Objekt und die Aufhellung des Objekts in seiner Mitte.

Dasselbe zeigt das Ergebnis einer theoretischen Untersuchung Fig. 5[2]); jede der Kurven gibt den Intensitätsverlauf im Phasenkontrastbilde eines durchsichtigen Lackstreifens, dessen Breite ersichtlich von oben nach unten zunimmt. Die 5. Kurve gilt für den

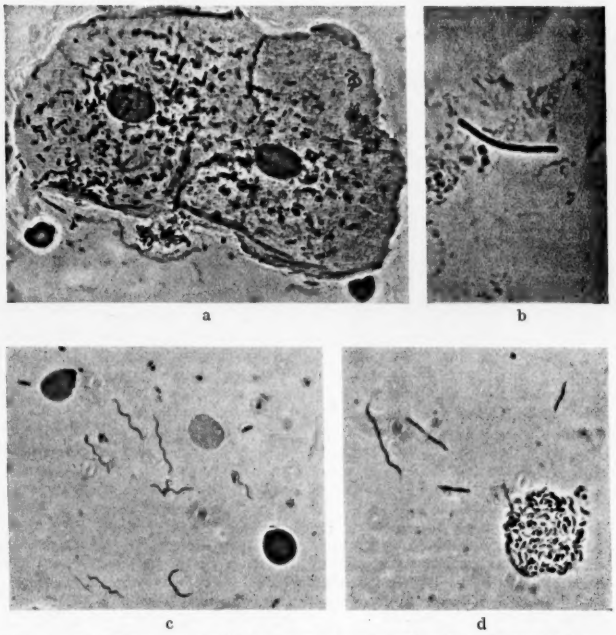


Fig. 1 a—d. Zellen und Bakterien im Sputum bei Phasenkontrastbeobachtung. a 690mal, b 750mal, c 790mal, d 1000mal.

Fall, daß die Ränder des Phasenstreifens gerade mit den ersten Nullstellen des Spektrensystems zusammenfallen (mittlere der Kurven 4a).

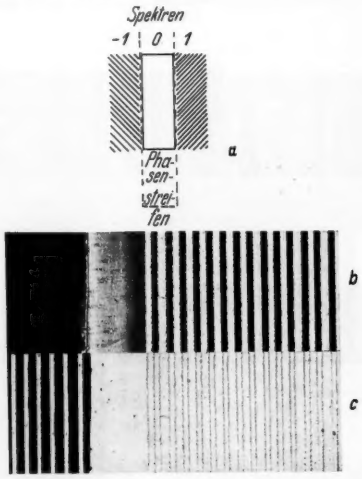


Fig. 2a—c. Enges Amplituden- (links) und Phasengitter (rechts), aufgenommen b mit Phasenkontrastverfahren, c im Hellfeld. a Lage der Spektren zum Phasenstreifen.

Während also hiernach das Bild schmaler Objekte unverfälscht ist, erhalten breitere eine scheinbare Innenstruktur und einen hellen Hof, denen nichts Wirkliches im Objekt entspricht. Dennoch hat man beim Betrachten der Fig. 4b rechts den Eindruck, als lägen dunkle Streifen auf hellem Grunde; hier kommt

[1]) Der mit dem Phasenkontrastverfahren nicht sehr vertraute Leser kann hier die Lektüre des Anhangs einfügen.

[2]) Für wertvolle Hilfe bei numerischen Rechnungen danke ich Herrn stud. rer. nat. KLEINN.

ein physiologisches Moment dem Phasenkontrastverfahren zu Hilfe. Tatsächlich ist die Mitte der „dunklen

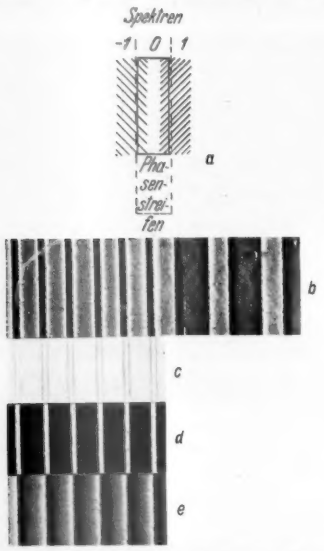


Fig. 3a—e. Gröbere Phasengitter, aufgenommen b mit Phasenkontrastverfahren, c im Hellfeld, d mit korrektem Dunkelfeldverfahren (s. Schlußbemerkung der Arbeit!), e mit TOEPLERschem Schlierenverfahren. a Lage der Spektren zum Phasenstreifen.

Streifen" nicht dunkler als die Mitte der Zwischenräume. Davon überzeugt man sich leicht, wenn man

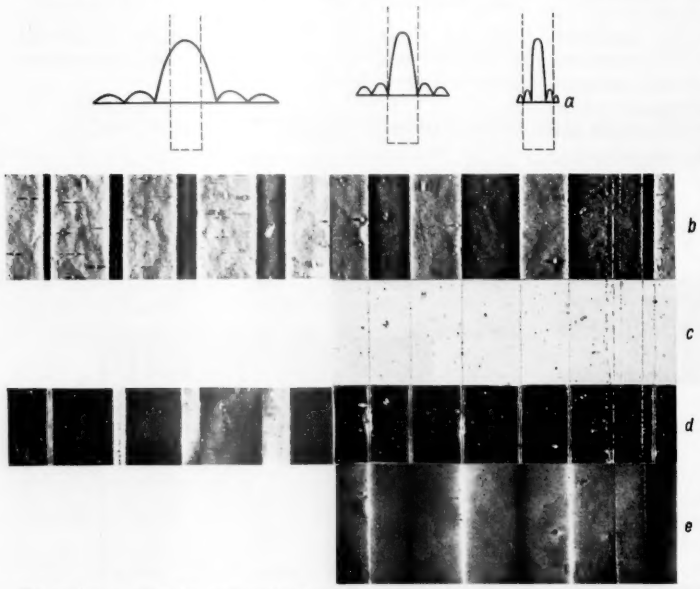


Fig. 4a—e. a Lage der kontinuierlichen Spektren einzelner Objektstreifen zum Phasenstreifen, links für schmale Objekte, rechts für breitere. b Aufnahme einzelner Lackstreifen mit Phasenkontrastverfahren, c mit Hellfeld, d links mit korrektem Dunkelfeldverfahren, rechts mit gewöhnlichem Dunkelfeld, e mit TOEPLERschem Schlierenverfahren.

das Blatt so knifft, daß die zu vergleichenden Stellen dann beieinander liegen.

Wo die Grenze zwischen gut bzw. falsch wiedergegebenen Objekten liegt, hängt von der Breite des Phasenstreifens im jeweils benutzten Objektiv ab. Ein schmalerer Phasenstreifen bedingt fehlerfreiere, aber wegen des höchstens gleich großen Lichtquellenspalt-

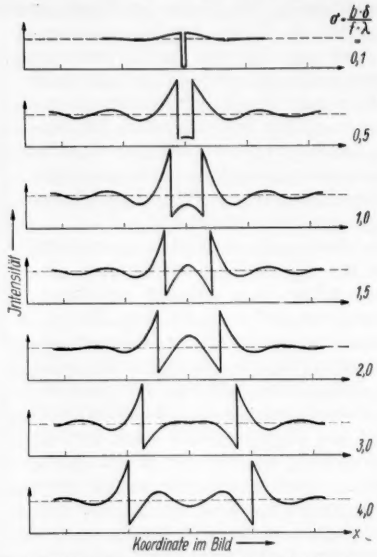


Fig. 5. Intensitätsverlauf im Phasenkontrastbild eines einzelnen dünnen Lackstreifens verschiedener Breite b; f Objektivbrennweite, λ Wellenlänge, δ Breite des 90°-Phasenstreifens in der hinteren Brennebene des Objektivs.

bildes auch lichtschwächere Bilder. Ein Phasenstreifen veränderlicher Breite macht technisch noch Schwierigkeiten; Objektivwechsel bleibt zunächst die beste Lösung.

4. Nur zum Vergleich gibt Fig. 4d den Anblick bei Dunkelfeldbeobachtung, und zwar links bei korrektem Dunkelfeld, das nur das direkte Licht auslöscht, aber die Spektren des Objekts praktisch nicht stört, und rechts bei dem üblichen groben Dunkelfeld, das nur die Spektren recht hoher Ordnung völlig ungestört läßt, den mittleren Teil des Spektrensystems aber auslöscht. Das korrekte Dunkelfeld zeigt keineswegs nur helle Ränder der Objekte; es stellt vielmehr die Objekte als Ganzes hell auf dunklem Grunde dar, sofern nur die Zwischenräume zwischen den Objekten groß gegen die Objekte selbst sind (s. auch Fig. 3d!). Auch das übliche, unkorrekte Dunkelfeldverfahren zeigt die Ränder der Objekte bei scharfer Einstellung nicht hell, sondern dunkel und flankiert von zwei Maxima der Intensität[1]). Fig. 3e und Fig. 4e geben jeweils das Bild desselben Objekts nach TOEPLERs Schlierenverfahren, bei dem durch eine Messerschneide oder ähnliches die Hälfte des Spektrensystems ausgelöscht wird. Die Streifen scheinen hier

[1]) Das widerspricht der Fig. 1 in [1] und der allgemein vertretenen Auffassung über die Wirkung des Dunkelfeldverfahrens; die Diskrepanz erklärt sich daraus, daß nur sorgfältigste Scharfeinstellung das Minimum zeigt.

plastisch vor dem Untergrunde zu liegen, wenn man sich das Objekt von links beleuchtet denkt.

Ausführlich sind die verschiedenen Verfahren dieser Art im Hinblick auf ihre Verwendbarkeit im Mikroskop in einer Arbeit behandelt worden, die zur Zeit in den Annalen der Physik im Druck ist.

Zusammenfassung.

Schmale dünne Objekte gibt das Phasenkontrastverfahren nahezu unverfälscht wieder. Sogar unterhalb des Auflösungsvermögens des Mikroskops liegende kleinste Dinge (Geißeln von Bakterien) werden noch erkennbar, freilich aufgehellt durch Mittelbildung mit einem dem Auflösungsvermögen entsprechenden Teil der Umgebung. Breite — obwohl dünne — Objekte erhalten im Phasenkontrastbild einen Hof und eine Innenstruktur, die nur vorgetäuscht sind. Auf die Dicke von Erythrocyten in ihrer Mitte oder den Aufbau von Bakterienkulturen kann nicht ohne weiteres geschlossen werden. Auch Innenstrukturen von größeren Bakterien, Chromosomen oder Bakterienkolonien sind unrichtig wiedergegeben. Ein strenges Dunkelfeldverfahren leistet in vielen Fällen dieselben Dienste wie das Phasenkontrastverfahren.

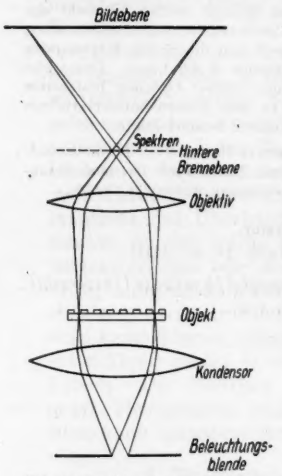


Fig. 6. Strahlengang bei mikroskopischer Abbildung; das Okular wurde nicht gezeichnet.

Anhang. Zum Prinzip des Phasenkontrastverfahrens.

1. Die folgende — von den üblichen abweichende — Darstellung des Phasenkontrastverfahrens soll einen gründlicheren Einblick geben; Rechnungen sind dennoch nicht erforderlich.

Fig. 6 zeigt schematisch den Strahlengang in einem Mikroskop mit einer Beleuchtung durch einen schmalen Spalt in der unteren Brennebene des Kondensors. Ist das Objekt ein Gitter, wie in Fig. 2c links, so entsteht in der oberen Brennebene des Objektivs statt eines einfachen Spaltbildes eine Reihe von Spektren, wie elementar bekannt ist. Das in ihnen enthaltene Licht vereinigt sich in der Bildebene zu einem Bilde des Gitters. Besteht das Gitter jedoch aus durchsichtigen Lackstreifen, wie in Fig. 2c rechts, so sind die Streifen selbst nicht von den Zwischenräumen zu unterscheiden, weil das Auge nur Helligkeitsunterschiede, nicht aber Phasenunterschiede erkennt. Das Licht hat in dem Lack eine etwas kürzere Wellenlänge als in Luft, und die auf die Bildebene auftreffenden Lichtwellen durchlaufen ihre Wellenberge daher zu etwas anderer Zeit für einen Bildpunkt, der dem Lackstreifen entspricht, als für einen zum Zwischenraum gehörigen Bildpunkt.

Man beschreibt zur Erfassung von Amplitude und Phase das Licht zweckmäßig durch einen umlaufenden Vektor, dessen vertikale Komponente in jedem Zeitpunkt die Lichterregung gibt. Das Zaponlackgitter (man nennt es ein Phasengitter) hat in einem irgendwie herausgegriffenen Zeitpunkt für Streifen und Zwischenräume je einen Lichtvektor, die sich nicht durch ihre Länge (Amplitude), nur durch ihre Lage (Phasenwinkel) unterscheiden (Fig. 8a) und daher auf das Auge ohne weiteres nicht verschieden wirken können.

Das zu ändern, gelingt mit Hilfe der in der hinteren Brennebene des Objektivs auch bei Phasengittern auftretenden Spektren. Wir untersuchen zunächst, wie diese sich von denen eines Amplitudengitters unterscheiden.

Fig. 7 zeigt das Spektrum eines links daneben im Schnitt dargestellten Amplitudengitters; das Spektrum jeder Ordnung ist dabei als Pfeil dargestellt. Das Negativ des ersten Gitters hat dann das Spektrum 7b; denn Addition des Lichtes, das durch das zweite Gitter dringt, zu dem durch das erste hindurchgelassenen, muß das Licht einer strukturlosen Planparallelplatte geben, die natürlich keine Seitenspektren erzeugt. Die Seitenspektren des Negativs müssen daher zwangsläufig entgegengesetzt gleich denen des ersten Gitters sein. Die Spektren nullter Ordnung dagegen sind bei beiden Gittern phasengleich; denn die Phase senkrecht die Gitterplatten durchsetzender Wellen hängt nicht davon ab, *wo* die durchlässigen Stellen der Platte liegen.

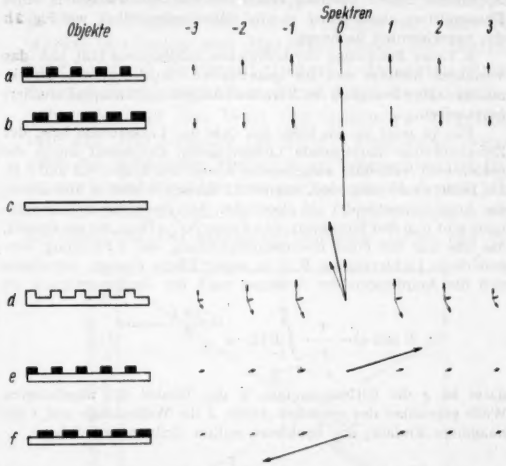


Fig. 7a—f. Spektren eines Amplitudengitters a, seines Negativs b, einer Planparallelplatte c, eines Phasengitters d und desselben Phasengitters nach Umwandlung mit positivem (e) bzw. negativem Phasenkontrastverfahren (f). Beziehungen zwischen den Spektren: a + b = c; a + gedrehtes b = d; d mit um 90° gedrehtem Spektrum nullter Ordnung gibt e bzw. f, die zu a bzw. b äquivalent sind.

Das Spektrum eines Phasengitters erhalten wir ähnlich durch Addition eines Spektrums a und eines Spektrums b, müssen jedoch wegen der Phasendrehung durch die Lackstreifen zuvor alle Spektren b um einen gleichen Winkel in gleichem Drehsinne drehen. Das nach der Vektoraddition (Parallelogrammaddition) resultierende Spektrensystem eines Phasengitters unterscheidet sich ersichtlich

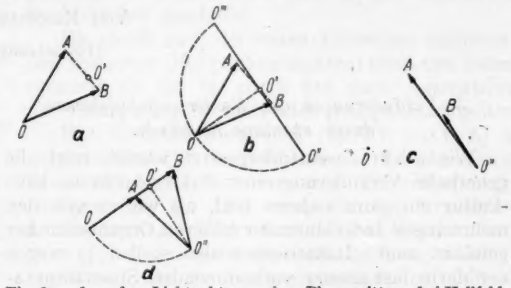


Fig. 8a—d. a, b, c Lichtvektoren eines Phasengitters, bei Hellfeldbeobachtung $0A$ für die Lackstreifen und $0B$ für die Zwischenräume, $0'A$ und $0'B$ nach Entfernung des Spektrums nullter Ordnung, $0''A$ und $0''B$ nach Phasendrehung des Spektrums nullter Ordnung um 90° (Phasenkontrastverfahren). Negativer bzw. positiver Phasenkontrast verlagern den Anfangspunkt der Lichtvektoren von 0 nach 0'' bzw. 0'''. d zeigt denselben Eingriff am Amplitudengitter.

von dem eines Amplitudengitters wesentlich dadurch, daß das Spektrum nullter Ordnung gegenüber den Seitenspektren um 90° phasenverschoben ist. Bei dem Phasenkontrastverfahren nach ZERNIKE bringt man nun in die hintere Brennebene des Objektivs eine Platte, die am Orte des direkten Spaltbildes (Spektrum nullter Ordnung) einen zu ihm kongruenten Lackstreifen passender Dicke trägt, und so das Licht des Spektrums nullter Ordnung um 90° in Phase vor oder zurück dreht; dadurch entsteht aus dem Spektrum d ein zu b oder a gleichwertiges Spektrum e oder f, infolgedessen in der Bildebene auch ein Bild, das dem Amplitudengitter b oder a gleicht.

Man spricht in dem ersten Falle, in dem die Lackstreifen des Objekts hell auf dunklem Grunde erscheinen, von negativem

Phasenkontrast, im zweiten Falle, der die Lackstreifen dunkel auf hellem Grunde zeigt, von positivem Phasenkontrast (s. Fig. 2b). Das Phasenkontrastverfahren wirkt offenbar nur dann in der gewünschten Weise, wenn der Winkel, um den die Lackstreifen des Objekts die Phase drehen, hinreichend klein ist, jedenfalls 90° nicht wesentlich übersteigt; für dicke Objekte (in Richtung der optischen Achse) eignet es sich nicht.

Einem Amplitudengitter wird durch eine solche Drehung des Spektrums nullter Ordnung ersichtlich das Spektrensystem eines Phasengitters zugewiesen; es wird daher unkenntlich, wie Fig. 2b das experimentell nachweist.

2. Unter Benutzung der komplexen Zahlenebene läßt sich das Verfahren direkter und für quantitative Untersuchungen zweckmäßiger (aber bezüglich der Voraussetzungen auch anspruchsvoller) beschreiben.

Fig. 8a zeigt die im Bilde am Orte der Lackstreifen bzw. der Zwischenräume herrschende Lichterregung, dargestellt durch die beiden vom Nullpunkt ausgehenden komplexen Zeiger $0A$ und $0B$. Da beide gleich lang sind, entspricht ihnen die gleiche Intensität, das Auge unterscheidet sie also nicht. Das Spektrum nullter Ordnung gibt nun den Mittelwert, den Zeiger $00'$. (Denn für ein Objekt, das eine nur von einer Koordinatenrichtung, der x-Richtung, veränderliche Lichterregung $B(x)$ in seiner Ebene erzeugt, berechnen sich die Amplituden der Spektren nach der Beugungstheorie zu

$$E(\sin\alpha) = \frac{1}{g} \cdot \int_0^g B(x) \cdot e^{-\frac{2\pi i}{\lambda} \cdot x \sin\alpha} \, dx;$$

darin ist g die Gitterkonstante, α der Winkel der abgebeugten Welle gegenüber der optischen Achse, λ die Wellenlänge und i die imaginäre Einheit; das Spektrum nullter Ordnung ist daher

$$E(0) = \frac{1}{g} \cdot \int_0^g B(x) \, dx,$$

also der Mittelwert von $B(x)$ über die ganze Periode des Gitters.) Freilich hat bei dieser Mittelbildung jeder der beiden Punkte A und B ein „Gewicht" entsprechend der Breite der Objektstreifen bzw. der Zwischenräume. Entfernen wir nun das Spektrum nullter Ordnung aus dem Licht, so müssen wir die resultierenden komplexen Lichterregungen nun als Pfeile von $0'$ aus zu den Punkten A und B ziehen; der Nullpunkt ist nach $0'$ zu verlegen. Fügen wir weiter entsprechend dem Phasenkontrastverfahren das um 90° phasengedrehte Spektrum nullter Ordnung (d. h. den um 90° gedrehten Pfeil $00'$) wieder hinzu, so haben wir also von $0''$ oder von $0'''$ aus nach A und B Pfeile zu ziehen. Diese unterscheiden sich aber (Fig. 8c) nun in der Amplitude. Aus dem Phasengitterbild wurde durch die Verlagerung des Nullpunktes von 0 nach $0''$ oder $0'''$ das Bild eines Amplitudengitters. Fig. 8d zeigt, wie aus dem Bilde eines Amplitudengitters durch das Phasenkontrastverfahren das eines Phasengitters wird.

Der Kontrast wird für dünne Objekte, bei denen die Punkte A und B nahe beieinander liegen, ersichtlich erhöht, wenn $0''$ näher an B gerückt wird, d. h. wenn das Spektrum nullter Ordnung nicht nur phasenverschoben, sondern auch geschwächt wird. Da dieses je nach Dicke des Objekts verschieden zu geschehen hat, sind Methoden zur wahlweisen Regelung dieser Schwächung vorgeschlagen worden. Darauf beziehen sich die vielen Verbesserungsvorschläge der letzten Jahre.

Auch $0'$ kann als Nullpunkt gewählt werden. Besteht das Objekt aus schmalen Gebilden in größeren Abständen voneinander, so liegt $0'$ sehr nahe an A oder B und die beiden entstehenden Vektoren unterscheiden sich wesentlich in der Länge. Dieses also in der Auslöschung des Spektrums nullter Ordnung bestehende „korrekte Dunkelfeldverfahren" ist dem Phasenkontrastverfahren oft gleichwertig, wie Fig. 4c an einem Beispiel zeigte.

Verf. dankt Herrn Prof. Dr. LOCHTE-HOLTGREVEN für die freundliche Unterstützung der Arbeit und Herrn Prof. Dr. med. BARGMANN für die liebenswürdige Überlassung wertvoller Geräte.

Literatur.

[1] KÖHLER u. LOOS: Naturwiss. **29**, 49 (1941).

Kiel, Institut für Experimentalphysik der Universität.

Eingegangen am 24. Oktober 1949.

Mutationsforschung an Bakterien.

(Ein Überblick.)

Von REINHARD W. KAPLAN.

(Fortsetzung und Schluß.)

3. *Veränderungen von Bakterienpopulationen durch spontane Mutation.*

Wie schon auseinandergesetzt wurde, zeigt die genetische Veränderung einer Bakterienkolonie bzw. -kultur ein ganz anderes Bild, als wir es von den mehrzelligen Individuen der höheren Organismen her gewöhnt sind. Bakterienkolonien stellen ja wegen der darin fast immer vorkommenden Spontanmutationen eine genetisch heterogene Population dar, in der die Einzelzellen das selbständige Individuum repräsentieren, also genetisch mit dem mehrzelligen Einzelorganismus zu vergleichen sind. Darum kann eine Bakterienkolonie durch Selektionswirkung des Milieus in zweckgerichteter Weise sich „aktiv" verändern, was beim Mehrzeller wegen des Fehlens einer intra-individuellen Selektion im allgemeinen nicht möglich ist; nur die dauernd weiter wachsenden Pflanzen könnten hier eventuell eine Ausnahme bilden. Diese „lamarkistische" *Anpassungsveränderung* einer Bakterienkultur ist um so „intelligenter", d. h. zweckentsprechender, je mehr Zellindividuen und damit Fähigkeit zur Erzeugung spontaner Mutantentypen sie enthält. Sie stellt ja eine „Phylogenie" der Kultur dar, welche nach dem gleichen Prinzip von „Versuch und Irrtum" arbeitet, wie wir es für die Stammesgeschichte höherer Organismen annehmen müssen. Nur sind hier weder die zahlreichen „Versuche", d. h. ungerichteten Mutationsschritte, noch die vielen „Irrtümer", d. h. ausgemerzten Mutanten, so auffällig wie dort.

Die aktiv zweckgerichtete Umwandlung von Mikroorganismen ist besonders augenfällig in der Erscheinung der *enzymatischen Adaptation*. Sie besteht darin, daß ein Mikroorganismenstamm, der zunächst einen bestimmten Nährstoff nicht verwerten kann, da ihm die notwendigen Enzyme mangeln, bei Anwesenheit des Nährstoffes nach einer gewissen Wartezeit diese Enzyme bildet, den Nährstoff also verwerten „lernt", wobei diese neue Eigenart auf die Nachkommenschaft vererbt wird.

Die Ursache für eine solche anscheinende „Vererbung erworbener Eigenschaften" wurde von RYAN [13], [14] an einem histidinabhängigen Stamm von B. coli geklärt. Diese „histidinless" Mutante wächst in histidinfreiem Minimalmedium zunächst nicht; erst nach ein bis zwei Tagen Ruhe erscheinen einzelne Kolonien, die sich als prototrophe Stämme erweisen. Genauere Untersuchungen zeigten, daß in dem Minimalmedium nach Impfung mit histidinless Bakterien nur mikroskopisch sichtbare Mikrokolonien von etwa

10^4 Zellen wachsen. Darin finden mit einer Wahrscheinlichkeit von 10^{-7} Spontanmutationen zur Prototrophie statt, welche dann die „adaptierten" Makrokolonien ergeben. Die Mikrokolonien wachsen infolge der Anwesenheit winziger Histidinspuren, deren Entfernung sowohl die Mikrokoloniebildung als auch die Adaptation unterdrückt. Die Adaptation beruht also auf spontaner Mutation zur Enzymbildung und Selektion der Mutanten durch das Milieu. Es bleibt zu klären, ob alle Fälle von Adaption auf spontanen Genänderungen beruhen oder dabei wie z. B. bei Hefe, auch „plasmatische" Faktoren [15] eine Rolle spielen.

Das intelligent-zweckgerichtete Verhalten der Bakterienpopulationen ist von größter Bedeutung für die Medizin. Hat es doch zur Folge, daß auch zunächst sehr wirksame Chemotherapeutika durch die Neubildung resistenter Parasitenstämme unwirksam gemacht werden. Dieser „phylogenetische Kampf der Mikroben gegen die Therapie" ist um so erfolgreicher für die Parasiten, je niedriger die angewandten Medikamentendosen sind, je mehr also auch schwach und mittelstark resistente Spontanmutanten am Leben gelassen werden. Es ergibt sich damit die Notwendigkeit möglichst hoher Medikamentendosen. Vielleicht kann auch die Anwendung von gleichzeitig zwei oder mehr Chemotherapeutika bei der gleichen Infektionskrankheit das Überleben resistenter Mutanten vermeiden, da eine solche Behandlung nur die äußerst seltenen Doppel- oder Mehrfachmutanten überstehen. Völlig ausschalten wird man die gelegentliche Entwicklung medikamenten-resistenter Stämme aber wohl kaum können, denn die phylogenetische Weiterentwicklung gehört ja zu den Grundfunktionen des Lebens. Der Wettlauf zwischen der Entwicklung neuer Therapeutika und der Phylogenie der Parasiten kann höchstens verlangsamt werden.

4. *Strahleninduzierte Mutabilität.*

Die Untersuchung der Auslösbarkeit von Bakterienvariationen vermittels Strahlungen erscheint besonders aufschlußreich wegen der Analogie zu den höheren Organismen. Hat doch gerade die biophysikalische Analyse der Strahlenmutabilität bei den höheren Lebewesen die bisher tiefsten Erkenntnisse über den Mutationsprozeß und die Genstruktur erschlossen. In verschiedenen älteren Arbeiten wurde bereits die Entstehung von Bakterienvariationen, z. B. durch radioaktive Strahlen, qualitativ beschrieben, jedoch blieben sie eben wegen des Fehlens einer quantitativen Analyse für die kausale Deutung des Variationsprozesses ohne Belang.

Die ersten quantitativen Untersuchungen unter Berücksichtigung der Trefferanalyse wurden mit *Röntgenstrahlen* an Phytomonas stewartii [16] durchgeführt. LINCOLN fand hier eine Proportionalität der Rate von Farb- und Formmutanten mit der Bestrahlungszeit, also eine Eintrefferkurve. Bei einer Überlebendenrate von 10^{-5} stieg die Mutationsrate von $5 \cdot 10^{-5}$ (spontan) auf etwa 10^{-2}. Aus diesen Befunden ergibt sich eine deutliche Parallelität zwischen Bakterienmutationen und Genmutationen, z. B. von Drosophila, welche ja ebenfalls Eintrefferdosisfunktionen gehorchen.

Vermittels der *Phagen-Resistenz-Mutationen* unternahmen DEMEREC und Mitarbeiter [18], [19] einen Vergleich zwischen der Wirkung von Ultraviolett und Röntgenstrahlen. Es wurden Suspensionen wachsender Zellen des Colistammes *B/r*, einer strahlenresistenten Mutante, bestrahlt, Proben davon ausgespatelt, und die Platten mit dem Phagen T_1 zu verschiedenen Zeiten nach der Impfung besprüht. Dabei ergab sich, daß die Resistenzmutationen nur zum Teil sofort nach der Ausspatelung erschienen, der größte Teil jedoch mit einer Verzögerung. Das verstärkte Auftreten von Mutanten durch die Bestrahlung hatte ein Maximum etwa nach der ersten Stunde und fiel dann innerhalb weiterer 4 Std bis zur 13. Zellgeneration auf den Wert der spontanen Mutationsrate ab. Die Ursache für diese *Verzögerung*, welche auch bei spontaner Mutation zu beobachten ist [39], ist noch nicht geklärt, es sind vorerst hauptsächlich zwei Deutungsmöglichkeiten ins Auge gefaßt: 1. eine Labilisierung der strahlengetroffenen Gene, die eine

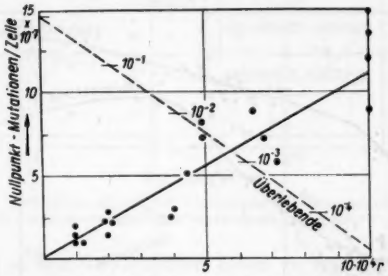


Fig. 3. Röntgenstrahleninduzierte T1-phagen-resistente Mutationen von B. coli *B/r* (nach DEMEREC und LATARJET, 1947, verändert).

gewisse Zeitlang anhält und dann abklingt. 2. Die Entmischung mutierter Gene im Verlaufe der ersten Zellteilungen, wobei jedes Gen in mehreren Exemplaren in der Zelle vorhanden ist und eine $\pm$ zufallsgemäße, nichtmitotische Verteilung der Gene auf die Tochterzellen geschieht.

Die gleich nach der ersten Zellteilung erscheinenden Mutanten (Nullpunktmutanten) sind etwa 200mal seltener, als die bis zur 4. Std nach Ausspatelung mit Verzögerung erscheinenden (Endpunktmutanten).

Die *Röntgenbestrahlungen* (180 kV = 0,35 A) ergaben sowohl für die Null- wie die Endpunktmutationen Werte, die sich etwa einer Eintrefferfunktion einfügen (Fig. 3). Dies entspricht den Ergebnissen an Phytomonas. Führt man mit den Werten DEMERECS [19] eine *treffer-analytische Rechnung* durch, so ergibt sich für die Nullpunktmutationen, falls die Ionenausbeute ≈ 1 beträgt, ein scheinbarer Treffbereich (Wirkungsvolumen) von 7,4 Å³, für die Endpunktmutationen 1 mμ³. Der Treffbereich für die Strahlentötung dieses Stammes *B/r* ist dann $6{,}8 \cdot 10^4$ mμ³, also um die Hälfte kleiner als der für normale Coli von LEA und Mitarbeitern [nach 21] gefundene von $1{,}2 \cdot 10^5$ mμ³. Verglichen mit Drosophila, welche für die Summe aller Letalmutationstreffbereiche im X-Chromosom den Wert $1{,}77 \cdot 10^4$ mμ³, für ein Einzelgen etwa 11 mμ³ liefert [21], sind also die *Mutationstreffbereiche* des Colistammes sehr klein. Zu bedenken ist noch, daß die untersuchten Mutationsraten sicher auf viele Gene zurückgehen, die zugehörigen Treffbereiche also Summen entsprechend vieler Einheiten darstellen.

Daß das Gesamtwirkungsvolumen der Nullpunktsmutationen nur wenige Atomvolumina umfaßt und

auch die Wirkvolumensumme der Endpunktmutationen um das Zehnfache kleiner als ein Drosophilagentreffbereich erscheint, kann wohl nur so erklärt werden, daß die *Ionenausbeute* (also die Wahrscheinlichkeit, mit der ein treffendes Ion auch mutativ wirksam wird) sehr viel kleiner als 1 und damit als bei Drosophila ist und etwa höchstens 10^{-3} bis 10^{-4} beträgt. Ob hierin ein wesensmäßiger Unterschied zwischen den Genen von Drosophila und B. coli besteht, mag vorerst offen bleiben. Bei dem starken Streuen der experimentellen Dosiseffektpunkte könnte vielleicht auch eine Mehrtrefferfunktion, wie im UV-Gebiet, vorliegen. Zur weiteren Klärung des Problems müßten Ausmessungen des wahren Treffbereichs und damit der Ionenausbeute mit Hilfe verschieden dicht ionisierender Strahlungen (Beta-, Röntgen-, Neutronen-, Alphastrahlen) versucht werden.

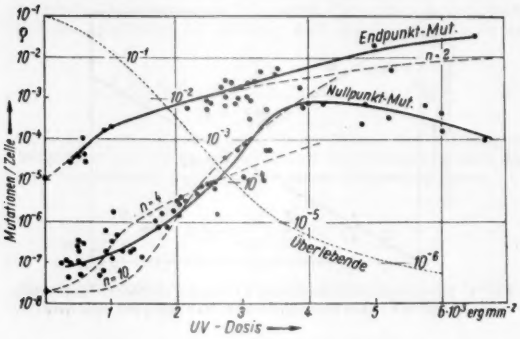


Fig. 4. Dosisabhängigkeit der UV-induzierten T1-phagen-resistenten Mutationen von B. coli *B/r* (nach DEMEREC und LATARJET, 1947, verändert).

Die *Ultraviolettversuche* (Strahlung mit 80% der Linie 254 mμ, 1000 erg/mm²/min) ergaben sowohl für die Null- wie für die Endpunktmutationen keine einfache Dosisproportionalität, sondern nach oben konkavere Punktfolgen (Fig. 4). Nach der Deutung der Autoren entsprechen die Kurven etwa der Funktion log log Mutationsrate = const × Dosis oder auch der Zehntrefferfunktion. Die früheren Versuche mit dem *B*-Stamm [18] lieferten Werte, die einer Eintrefferfunktion entsprachen, nach der späteren Mitteilung der Autoren [19] unterscheidet sich jedoch dieser Stamm *B* anscheinend nicht von *B/r*.

Die vom Berichtenden in Fig. 4 eingezeichneten Trefferfunktionen zeigen, daß die Endpunktmutationen ziemlich genau einer Zweitrefferkurve folgen, nur bei sehr hohen Dosen verläuft diese etwas flacher, als die durch mathematische Ausgleichung der experimentellen Punkte gewonnene. Die Nullpunktmutationen folgen dagegen bei niederen Dosen mehr einer Viertrefferfunktion, während die Punktfolge der höheren Dosen am ehesten von einer Zehntrefferkurve wiedergegeben wird. Für eine Trefferanalyse eignet sich bekanntlich meist am besten das Verhalten der niederen Dosen, weil bei höheren der interessierende Effekt oft von Nebeneffekten in unübersichtlicher Weise beeinflußt wird. Die Gegensätze zwischen hohen und niederen Dosen in den Coliversuchen dürfen daher nicht unbedingt als Widerlegung einer treffertheoretischen Deutungsmöglichkeit der Colimutationen gewertet werden.

Verwendet man die eingezeichneten Trefferkurven zur Grundlage einer *Trefferanalyse*, so würde für die Zweitrefferfunktion $\varrho = c + (\mu D)^2$ der Endpunktmutationen (c = spontane Mutationsrate, D = Dosis) eine Mutationswahrscheinlichkeit $\mu = 1{,}4 \cdot 10^{-2}$ Mutationen/10^3 erg mm^{-2} bestehen. Die Viertrefferfunktion $\varrho = c + (\mu D)^4$ der Nullpunktmutationen ergibt $\mu = 2{,}2 \cdot 10^{-2}$, während deren Zehntrefferfunktion $\mu = 1{,}3 \cdot 10^{-1}$ liefert. Halten wir die Viertrefferkurve der Nullpunktmutation für verifiziert, so würde dies also bedeuten, daß die sofort erscheinenden Mutationen die doppelte Zahl Treffer erfordern als die verzögert manifestierten, wobei die Trefferwahrscheinlichkeit für beide Mutationstypen die gleiche wäre. Im Sinne der obigen Entmischungshypothese der Mutationsverzögerung lägen also vier „homologe" T_1-Resistenzgene in der Zelle, die alle vier mutieren müßten, wenn eine Nullpunktmutation zustande kommen soll, während bei Mutation von nur zweien erst nach mehreren Zellteilungen Bakterien, die keine unmutierten Resistenzgene mehr enthalten und daher phagfest sind, durch die zufallsgemäße Genentmischung entstehen. Die Zehntrefferfunktion ist wegen der zu großen Treffwahrscheinlichkeit mit dieser Hypothese nicht verträglich und fällt ja auch zu stark aus der experimentellen Punktfolge der niederen Dosen heraus (Fig. 4). Daß bei Röntgenstrahlen für eine Mutation beider Typen nur ein einziger Treffer notwendig zu sein scheint, könnte vielleicht auf ein so enges Beieinanderliegen der homologen Gene zurückgehen, daß diese gleichzeitig durch ein Ionisationspaket zur Mutation gebracht werden. Selbstverständlich sind zur weiteren Klärung noch weitere wohldurchdachte Versuche erforderlich.

Die von KAPLAN [22] an B. prodigiosum durchgeführten UV-Mutationsversuche brachten gegenüber B. coli etwas andersartige Ergebnisse. Es wurden hier Suspensionen ruhender Zellen mit dem Gesamtspektrum einer Hg-Hochdrucklampe bestrahlt, und die nach Ausspateln unter den ausgewachsenen Kolonien in verstärkter Menge erschienenen Wuchs- (Zwerg-) und Farbmutanten ausgezählt. Die Trefferanalyse ergab eine Eintrefferfunktion (Fig. 5). Die Punktfolge zeigt, daß Mehrtrefferprozesse, wenn überhaupt, nur in ganz geringem Maße beteiligt sein können. Diese Befunde ergaben also eine weitgehende Übereinstimmung der Bakterienmutationen mit den Genmutationen der höheren Lebewesen, die ja gleichfalls Eintrefferprozesse im UV darstellen.

Der Unterschied gegenüber der Zweitrefferfunktion bei B. coli könnte darauf beruhen, daß dort der strahlenresistente Stamm *B/r* verwendet wurde, welcher vielleicht genetisch anders strukturiert („polyploid" [nach 20]) ist als normale Bakterienstämme. Die Dreitrefferfunktion der UV-Tötung des Colistammes *B/r* gegenüber der Eintreffertötung des Stammes *B* und auch das B. prodigiosum könnte diese Vermutung begünstigen. Wahrscheinlicher ist allerdings, daß die Zweitrefferkurve von B. coli auf die eventuelle verdoppelte Genzahl in den sich *teilenden* Zellen zurückgeht, während die Eintrefferkurve bei Prodigiosum durch die in der Einzahl vorhandenen Gene der *ruhenden* Bakterienzelle zustande kommt. Die Auslösung von Röntgenmutationen in angetrockneten, also ruhenden Zellen von B. aerogenes wurde von DEVI, PONTECORVO und HIGGINBOTTOM [23]

nachgewiesen; leider liegen keine Angaben über die Dosisfunktionen sowie auch für das UV-Gebiet vor. Für die weitere Klärung, insbesondere Sicherung der Eintreffernatur der untersuchten Prodigiosummutationen wäre die Bestimmung des Kurvenverlaufs bei höheren Dosen nötig. Diese konnte bisher wegen der dann störenden Zellverklumpung nicht geschehen.

Wichtig für den Vergleich zwischen Bakterienmutationen und Genmutationen ist auch die Untersuchung der Abhängigkeit der Mutabilität von der Wellenlänge des Lichtes. Während bei B. coli UV-Strahlung aus hauptsächlich der Wellenlänge 254 mμ angewandt wurde, versuchte KAPLAN das *aktive Wellenlängengebiet* etwas genauer abzugrenzen [22]. Es wurden aus dem Gesamtquecksilberspektrum vermittels eines Glasfilters alle Strahlungen unterhalb etwa 300 mμ absorbiert, wonach die Einwirkung des übrigbleibenden Spektralgebiets (langwelliges UV, sichtbares Gebiet) auch bei ziemlich hohen Intensitäten sich als wirkungslos in bezug auf Mutationen sowie auf Tötung erwies. Damit begrenzt sich das mutagene UV-Gebiet auf Wellen unterhalb 300 mμ, was bekanntlich auch für die Genmutationen höherer Organismen gilt. Eine genauere Analyse des mutativen Wirkungsspektrums wäre sehr zu wünschen, da dieses Aufschluß über die chemische Natur der strahlenabsorbierenden Stoffe innerhalb der genetischen Substanz geben kann.

Wie wir früher sahen, dürfte auf Grund der Temperaturabhängigkeit der spontanen Mutabilität die Aktivierungsenergie der Genmutationen bei etwa 1 bis 2 eV liegen, es sollten also auch noch die Quanten *sichtbaren Lichtes*, eventuell bis ins infrarote Gebiet hinein in einem Eintrefferprozeß Mutationen auslösen. Beträgt doch die Wellenlänge eines Lichtquantes von 1,35 eV Energieinhalt 920 mμ. Die oben besprochene Unwirksamkeit des sichtbaren und anschließenden langwelligen UV-Gebietes bei B. prodigiosum, sowie auch bei den meisten höheren Organismen, bedeutet also, daß die genetischen Strukturen für diese Wellen „durchsichtig" sind. Gelingt es, sie dafür „farbig" zu machen, so müßten auch die langen Wellen mutagen sein. Lagert man also Farbstoffe in die Zelle derartig ein, daß sie die von ihnen absorbierte Energie auf die Gene übertragen, so müssen vermittels dieser *Photosensibilisierung* Mutationen ausgelöst werden können. Diese Methode könnte es eventuell auch erlauben, die Aktivierungsenergien der Mutationen auf „optischem" Wege zu messen, wenn man die langwellige Grenze des Spektralgebietes aufsucht, welches Mutationen in einem Eintrefferprozeß auslöst.

Die *„photodynamische" Mutationsauslösung* gelang in der Tat KAPLAN bei B. prodigiosum [24]: Mit Erythrosin angefärbte ruhende Zellen erhielten Bestrahlung mit dem sichtbaren Gebiet einer Glühlampe, deren Glühspirale zur Erhöhung der Intensität in die Suspension hineinprojiziert wurde. Vor der Bestrahlung wurde einige Stunden zur Farbstoffaufnahme in die Zellen gewartet. Die erhaltene Dosiseffektkurve entsprach, wie die Fig. 6 zeigt, einer Zweitrefferfunktion. Besonders überraschend aber ist, daß die Strahlentötung, die einer Eintrefferfunktion folgt, im Vergleich zur Mutationsauslösung außerordentlich gering ist. Während in den UV-Versuchen auf einen Mutationstreffer etwa 150 Tötungstreffer kamen, sind es bei diesen Versuchen nur etwa 3. Dadurch gelingt es, mittels photodynamischer Mutationsauslösung ungewohnt hohe Mutationsraten (fast

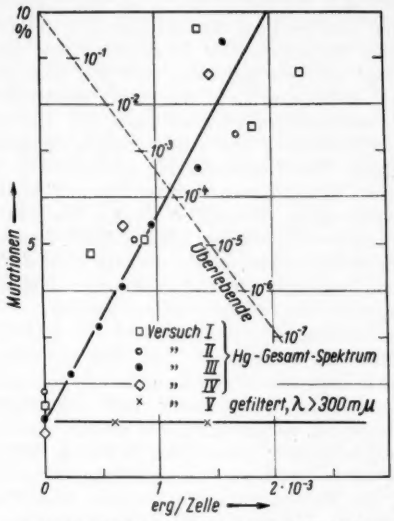


Fig. 5. Dosisabhängigkeit der UV-induzierten Koloniemutanten von B. prodigiosum (nach KAPLAN, 1948).

100%) in den überlebenden Zellen zu erzeugen, was für die praktische Gewinnung mutierter Bakterienstämme wichtig sein kann.

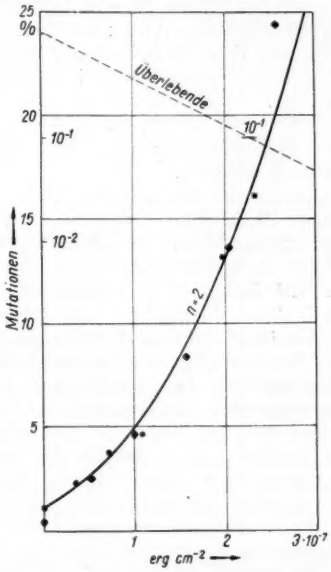


Fig. 6. Dosisabhängigkeit der photodynamisch induzierten Koloniemutationen von B. prodigiosum ($3^1/_4$ Std Anfärbung mit Erythrosin 1:20000 bei 20°) (nach KAPLAN, 1949, verändert).

Um die Bedeutung der zwei Quantentreffer im sichtbaren Gebiet gegenüber nur einem Quant im UV-Gebiet zu klären, insbesondere zu entscheiden, ob zwei je einmal zu treffende sensible Bereiche oder nur ein zweimal zu treffender vorliegt, wurde die Abhängigkeit der Mutabilität von der Farbstoffkonzentration sowie auch der Anfärbungsdauer

untersucht [24]. (Hier wurden also nicht die eingestrahlten Lichtquanten sondern die Farbstoffmolekeln als tastende Partikel verwendet!) In beiden Fällen ergaben sich Eintrefferkurven, so daß offenbar nur *ein*, und zwar zweimal mit Lichtquanten zu treffender sensibler Bereich in der Prodigiosumzelle vorliegt. Dies legt die Deutung nahe, daß von dem energieärmeren sichtbaren Licht ein Quant nicht mehr ausreicht, während im energiereichen UV ein einziges zur Überschreitung der Aktivierungsenergieschwelle und damit Mutationsauslösung genügt. Die Prodigiosumwuchsmutationen besitzen demnach wohl Aktivierungsenergien, die größer als 1,8 bis 2 eV sind. Eine genauere Begrenzung könnte durch Anwendung anderer Wellenlängen, sowie anderer Farbstoffe geschehen. Die sensibilisierende Wirkung von Methylenblau konnte bereits nachgewiesen werden.

Das merkwürdige Zurücktreten der Keimtötung gegenüber den Mutationen kann vielleicht seine Erklärung in Ergebnissen von KELNER [26] finden. Eine Nachbestrahlung UV-getöteter Actinomycetensporen mit intensivem, sichtbarem Licht konnte nämlich die Keimungshemmung (vermutlich in einem Eintrefferprozeß) wieder aufheben, die „getöteten" Sporen also wieder zur Koloniebildung erwecken. Dies Zurückdrängen der „Tötung", d. h. Keimungshemmung in den photodynamischen Prodigiosumversuchen, könnte demnach auf einer „Wiedererweckung" photodynamisch getöteter Bakterien durch die gleiche Bestrahlung in einem zweiten Prozeß beruhen. Diese Regeneration durch sichtbares Licht scheint auf das Bakterienreich beschränkt zu sein (wie ja auch die Zelltötung durch Einzelquanten); denn entsprechende photodynamische Versuche mit Penicilliumsporen [25] ergaben ein gleiches Tötungs/Mutationsverhältnis wie im Ultraviolett. Die Strahlentötung einer Pilzspore erfordert zwei bis drei Treffer, was wohl einen Wesensunterschied gegenüber der reversiblen Eintrefferbakterientötung bedeutet.

Der Phänotyp der von den verschiedenen bisher untersuchten Strahlungen ausgelösten Bakterienmutationen ist nach allem bisher Bekanntgewordenen gegenüber dem der spontan entstehenden nicht unterschiedlich. Die Strahlungen erhöhen nur gewissermaßen die spontane Mutabilität. Anhaltspunkte über *bevorzugte Auslösung einzelner Mutationen*, wie auch bestimmter Mutationsgruppen, konnten bisher nicht aufgefunden werden. Die spezifischen Bauunterschiede zwischen den strahlensensiblen Teilen der Gene scheinen also, abgesehen von unterschiedlicher Größe der Treffbereiche, außerhalb der Reichweite der bisher angewandten Mittel zu liegen. An höheren Organismen konnten jedoch Hinweise gefunden werden, daß durch Außeneinwirkungen während der Bestrahlung gewisse Gengruppen bevorzugt zur Mutation gebracht werden können [27]. Es wäre verwunderlich, wenn nicht auch bei Bakterien die Möglichkeit solcher „gerichteter" Mutationsauslösung bestünde.

5. *Chemikalieninduzierte Mutabilität.*

Die Entdeckung der mutagenen Wirkung des Senfgases und seiner chemischen Verwandten [28] sowie der carcinogenen Stoffe [29] an Drosophila und anderen höheren Organismen förderte auch die Untersuchungen über die Auslösung von Bakterienmutationen durch Chemikalien. An B. coli wurde die Auslösung phagresistenter sowie biochemischer Mutationen durch Senfgas nachgewiesen [3], [30]. Desgleichen lösen Carbamate [30], Natriumdesoxycholat, Acriflavin, Pyronin, Colchicin, Coffein sowie Lithiumchlorid [31] Phagresistenzmutationen aus. Nach der Ansicht DEMERECS [31] dürften sehr viele chemische Körper, sofern sie nur an die Gene gelangen, (was bei den Bakterien wahrscheinlich leichter geschieht als bei den kernhaltigen höheren Organismen) mutationsauslösend wirken. Überraschend waren zunächst Versuche an Staphylococcus aureus, in denen die Bestrahlung des Nährmediums mit UV bei den danach darauf geimpften Kokken penizillinresistente Mutationen erzeugten [32]. Weitere Untersuchungen, insbesondere das Ersetzen der UV-Bestrahlung durch eine H_2O_2-Einwirkung, zeigten dann, daß durch das UV aus den Nährstoffen erzeugte peroxydische Substanzen die Mutationsauslösung bewirkten. Im Anschluß an die photodynamischen Versuche mit B. prodigiosum zeigte sich auch eine rein chemische Mutagenität des Erythrosin, Methylenblau, Toluidinblau und wahrscheinlich auch des Malachitgrün [24c und KAPLAN unveröffentlicht].

Da die Chemikalien meist erst in Konzentrationen mutativ wirksam sind, bei denen auch eine erhebliche Zelltötung stattfindet, ist es oft schwierig, die Mutationsauslösung von der bloßen Mutantenauslese durch stärkere Abtötung des Normalgenotyps zu unterscheiden. Hierbei müssen die bei der spontanen Mutabilität behandelten Gesichtspunkte beachtet werden.

Zur Aufklärung des *Mechanismus* der mutationsauslösenden Chemikalienwirkung fehlen leider noch fast völlig eingehende biophysikalische Analysen. Nur bei B. prodigiosum wurde die Abhängigkeit der Erythrosinmutagenität von der Einwirkungsdauer und der Temperatur beobachtet [KAPLAN unveröffentlicht, sowie 24c]. Die Zeitfunktion folgt anscheinend dem Eintrefferprinzip, was bedeuten würde, daß schon die Anlagerung einer einzigen Farbstoffmolekel an ein Gen dieses zur Mutation anregt. Ob die Funktion der treffenden Molekel in der Erniedrigung der Aktivierungsenergie besteht, dieses also gewissermaßen als Mutationskatalysator fungiert, wobei die Umlagerungsenergie der Wärmeagitation entnommen wird, oder ob die mutagene Molekel in einer chemischen Reaktion mit dem Gen die nötige Energie selbst liefert, muß noch geklärt werden. Die starke Erhöhung der Mutagenität des Erythrosin mit der Temperatur spricht mehr für die zweite Möglichkeit.

Zur Auslösung bakterieller Erbänderungen durch Chemikalien kann auch die interessante *gerichtete Typenumwandlung* bei Pneumokokken und Colibakterien gerechnet werden. Während die bisher besprochenen mutagenen Substanzen und Strahlen ungerichtet bezüglich des entstehenden Typs wirken, konnten bei diesen Bakterien Substanzen entdeckt werden, welche spezifische Erbänderungen erzeugen [33]. Kultiviert man Pneumokokken vom avirulenten R II-Typ mit abgetöteten Bakterien eines seriologisch unterschiedlichen virulenten S-Typs (charakterisiert durch die Bildung eines spezifischen Schleimkapselpolysacharids), z. B. SIII, so findet eine Umwandlung von R II in S III statt. Die Transformation wird ausgelöst durch eine polymere typenspezifische

Desoxyribonukleinsäure, die bei der Autolyse des S-Typs frei wird und mit einem die R-Zellen sensibilisierenden Serumbestandteil zusammenwirkt. 0,003 γ der aus den S-Zellen extrahierten Gesamtnukleinsäure ergeben 0,5% R → S-Umwandlungen. Bei B. coli wurde gleichfalls eine solche Nukleinsäure festgestellt [33 b], die als „infektiöse Erbsubstanz" eine spezifische Typenumwandlung induziert. Ein sensibilisierender Serumfaktor ist hier nicht nötig.

Interessant sind diese Untersuchungen besonders, weil hier ja die Isolierung einer autosynthetischen Substanz gelungen ist, welche zum „normalen Bestand" der Bakterienzellen gehört (wenn sie auch nicht existenznotwendig ist) und welche in eine Zelle eingefügt, die sie ursprünglich nicht enthält, dieselbe anregt, sie zu reproduzieren sowie weitere wichtige Eigenarten (Virulenz!) zu entfalten. Sie stellt also eine unselbständige autosynthetische, d. h. außerhalb von Lebewesen nicht selbstreproduzierbare, Erbsubstanz dar, wie wir sie bisher nur von den molekularen Viren her kennen. Die Übertragung von Erbeigenarten bei den Mikroorganismen von Zelle zu Zelle analog einer Virusinfektion kann vielleicht auch ein klärendes Licht auf die umstrittenen Pfropfhybriden russischer Autoren bei höheren Pflanzen werfen.

Auch diese Typenumwandlungen sind bisher leider noch keiner biophysikalischen Analyse unter treffertheoretischen Gesichtspunkten unterzogen worden, so daß nicht zu entscheiden ist, ob z. B. eine Induktion von spezifischen Genmutationen durch die Nukleinsäure geschieht, oder ob diese Substanz selber so etwas wie ein „freies" Gen darstellt.

6. *Die Organisation des bakteriellen Vererbungsapparates.*

Erblichkeit als allgemeine Lebensfunktion bedeutet die Ähnlichkeit von Eltern und Nachkommen oder auch zwischen den Nachkommen und hat zur Grundlage die Weitergabe von Zellbestandteilen an die Nachkommenschaft, welche „selbstvermehrend", autosynthetisch sind. Autosynthese braucht nun nicht zu bedeuten, daß die betreffende Substanz völlig selbständig ihre Vermehrung vollzieht, den Organismus gewissermaßen nur als brauchbares passives Nährsubstrat verwendet, sondern der Vorgang kann auch so betrachtet werden, daß die selbstvermehrende Substanz den Organismus veranlaßt, im Verlaufe seines Stoffwechsels sie in identischer Weise wieder zu produzieren.

Jede Eigenschaft, welche an einem Organismus durch eine solche autosynthetische Substanz ausgelöst wird, ist als erblich zu betrachten. Allerdings wird Erblichkeit im eigentlichen Sinne nur dann gemeint, wenn die Erbsubstanz kein Parasit, kein selbständiges Lebewesen darstellt. Dabei kann jedoch die Grenze zwischen parasiteninduzierten und erblichen Eigenschaften unsicher sein, weil ja, vor allem im Bereich der Viruserscheinungen, zwischen körperfremden und endogenen autosynthetischen Körpern schwer, eventuell nur mit Willkür zu unterscheiden ist. Eine Beschränkung der Erblichkeit auf die von den Chromosomen induzierten Charaktere ist nicht angängig, weil dann die Plasmonvererbung ausgeschieden werden müßte, auch ganze Organismengruppen, wie die Bakterien und Blaualgen, für welche Chromosomen bisher noch nicht nachgewiesen, vielleicht sogar gar nicht vorhanden sind, keine „Vererbung" zeigen würden.

Für den Begriff der Erblichkeit muß auch als unerheblich angesehen werden, ob die betreffenden Organismen sich über normale Mitosen vermehren oder nicht, oder ob sie einen Sexualakt mit Kopula und Meiosis vollziehen. Denn die Mitose ist ja nur ein bestimmter Mechanismus der Weitergabe der Erbsubstanz an die Tochterzelle, der eine Gleichverteilung der Erbanlagen auf die Nachkommen bewirkt. Kopula und Meiosis ist nur ein Werkzeug der Phylogenie, welches die Umkombination mutierter Erbeinheiten vollzieht und damit die durch Mutation hervorgerufene Typenneubildung multipliziert. Die meiotische Chromosomenverteilung und -umordnung ist allerdings das bisher wichtigste „Fenster" gewesen, welches einen Einblick in die Organisation des Vererbungsapparates innerhalb der Zelle gewährte. Ein anderes solches „Fenster" ist die seit den letzten beiden Jahrzehnten vorgenommene systematische Erforschung derjenigen Erbvariationen, die nicht auf sexuelle meiotische Umordnung, sondern auf innere Veränderungen der Elemente der Erbsubstanz selber zurückgehen. Die biophysikalische Analyse dieser Erbänderungen kann ja, wie berichtet, auch Aufschlüsse über das Erbsystem asexuell sich fortpflanzender, eventuell sogar chromosomenfreier Organismen bieten.

Die Zusammenstellung der bisher an den Bakterien beobachteten Erscheinungen und durchgeführten Analysen, welche die bakterielle Erbvariation betreffen, geschah daher vor allem unter dem Gesichtspunkt, ein Bild von dem *Grundmechanismus der Bakterienmutation* zu zeichnen. Es ergab sich dabei eine weitgehende Ähnlichkeit dieses Grundmechanismus und damit der Erbsubstanzeinheiten der Bakterien mit den eingangs skizzierten Genmutationen bzw. Genen höherer Organismen. Diese Ähnlichkeit stützt sich insbesondere auf folgende Gemeinsamkeiten:

1. Sprunghaftigkeit der erblichen Umwandlung, d. h. es besteht kein Übergang zwischen der Beschaffenheit der „normalen" Generation und der mutierten;
2. Unabhängigkeit des Mutierens der Zellen voneinander;
3. Konstanz der Wahrscheinlichkeit eines spontanen Mutationsschrittes;
4. Temperaturabhängigkeit der Spontanmutation nach Art der Umlagerungsreaktionen von Einzelmolekeln;
5. Auslösung von Mutationen durch mikrophysikalische Treffer von Röntgen-, UV- und Lichtstrahlen;
6. Wirksames UV-Wellenlängengebiet unterhalb 300 mμ;
7. Mutagene Chemikalien sind bei beiden Organismengruppen etwa die gleichen;
8. Die Mutation erzeugt den Ausfall eines bestimmten Enzyms.

Die bisher aufgefundenen Unterschiede zwischen den Erbänderungen der Bakterien und der höheren Organismen erscheinen nicht wesentlich größer als die zwischen verschiedenen Gruppen der höheren Lebewesen. Ob die sehr kleinen scheinbaren Treffbereiche und damit Ionenausbeuten, die aus den Röntgenexperimenten bei B. coli zu erkennen sind,

einen Wesensunterschied im Aufbau der Bakterien- und „höheren" Gene bedeuten, bedarf weiterer Klärung. Bisher ist ja unter den Mehrzellern in dieser Hinsicht Genaueres nur bei Drosophila bekannt.

Der Schluß, welchen man aus den aufgeführten experimentellen Ergebnissen über den Feinbau der bakteriellen Erbfaktoren ziehen darf, ist der folgende: *Die Erbsubstanz der Bakterien ist in molekelhaft reagierende, submikroskopische „Einheiten" gegliedert, die einen ähnlichen physikochemischen Bau und damit Wirkungsmechanismus besitzen, wie die Gene der höheren Lebewesen.* Es liegt daher kein Grund vor, die bakteriellen Erbeinheiten nicht auch als „Gene" zu bezeichnen. Da bisher über die Lage dieser Gene in der Bakterienzelle sowie über ihren Zusammenbau zu höheren Einheiten noch wenig bekannt ist, empfiehlt es sich, zumindest vorläufig, die „Bakteriengene" von den „Chromosomengenen" benennungsmäßig zu unterscheiden.

Wie schon eingangs dargelegt wurde, ist die strukturelle *Einordnung der Bakteriengene in die Bakterienzelle* durch die „physikochemische Mutationsanalyse" nicht oder wenigstens schwer zu erkennen. Sie offenbart sich ja am besten in der Untersuchung des Übertragungsmechanismus der mutierten Gene auf die Nachkommenzellen, sowie durch die Erbgangsanalyse nach Bastardierung.

Eine *mikroskopische Untersuchung* kann hierfür höchstens die allergröbsten Umrisse zeichnen. Sie kann ja nur größere Strukturen sowie deren Veränderungen demonstrieren, eine Interpretation solcher Gebilde als Teile des Erbapparates ist jedoch nur im Zusammenhang mit der rein genetischen Analyse möglich. Auch die Chromosomen wurden ja erst in Verbindung mit der Bastardgenetik als Anlagenträger erwiesen. Es muß daher Hypothese bleiben, wenn in der Bakterienzelle gewisse konstant vorkommende nuklealpositive Körperchen als Bestandteile des Erbapparates gedeutet werden. Dies gilt sowohl für die sog. Nukleoide [34], als auch für die nukleinsäurehaltigen „Kerne" jugendlicher Bakterienzellen [35], welche mit moderneren Methoden aufgefunden wurden.

Die mikroskopische, auch elektronenoptische, Beobachtung der Bakterienzellen hat allerdings sehr wahrscheinlich gemacht, daß wir mit dem Vorhandensein eines *echten Zellkernes*, welcher außer mehreren Chromosomen auch Nukleolen, Spindelapparat und Kernmembran enthält, nicht rechnen dürfen. Ein Spindelapparat dürfte für die Bakterienzelle schon deshalb überflüssig sein, weil die an den Chromosomen beobachteten Abstoßungsbewegungen bei der Längsspaltung völlig ausreichen würden, um eventuell Bakterienchromosomen in die beiden Tochterzellen zu transportieren. Die oben dargelegten, wie auch die gleich noch zu besprechenden, Ergebnisse der Bakteriengenetik sind vereinbar sowohl mit den Anschauungen über lokale Zusammenballungen (Nukleoide und ähnliches) der bakteriellen Erbsubstanz als auch mit einem „diffusen Kern" [36].

Das Problem der *Sexualität* bei den Bakterien hat in den letzten Jahren eine wesentliche Klärung erfahren, und zwar einerseits durch mikroskopische Untersuchungen, als auch andererseits durch das viel aufschlußreichere Auffinden von Erbfaktor-Umkombinationen in Mischkulturen. Vor allem bei Streptobac. moniliformis sowie Bacteroides funduliformis konnten Anschwellungen benachbarter Kettenstäbchen und Verschmelzungen zu größeren „Blasen" beobachtet werden [37], deren Inhalt zu winzigen sog. L-Körnchen, die sich über L-Kolonien wieder zu Bakterien entwickeln, oder auch direkt zu Bakterien zerfällt. Auch bei B. proteus konnten solche Verschmelzungskörper als regelmäßige Stadien, und zwar an den Kontaktstellen zweier verschiedener Stämme, gefunden werden. Faktorenaustausch und damit die phylogenetisch wichtigste Auswirkung der Sexualität wurde jedoch hier noch nicht beobachtet. Dies gelang dagegen LEDERBERG [38] bei B. coli. Ob dies jedoch eine Erscheinung geregelter Sexualität ist, ist vorerst fraglich, da sie nur bei dem Stamm K 12, nicht dagegen bei mehreren anderen, gefunden wurde.

Das Vorkommen von *Erbfaktoraustausch* bei B. coli geht aus folgendem Versuchsbeispiel hervor: Zwei verschiedene biochemische Doppelmutanten, z. B. eine Biotin + Methionin-heterotrophe (B^-M^-) und eine Prolin + Threonin-heterotrophe (P^-T^-), werden in flüssigem Medium gemischt kultiviert und dann auf Minimalagarboden, auf dem diese beiden Eltern mangels der Wirkstoffe nicht wachsen können, ausgespatelt. Mit einer Häufigkeit von etwa 10^{-7} erscheinen dann prototrophe Kolonien. Diese können keine Rückmutationen sein, da die Mutation zur Prototrophie bei einem Einzelgen mit der Rate 10^{-7}, bei einer Doppelmutante also mit 10^{-14} geschieht. Irgendwelche filtrierbaren Transformationssubstanzen als Ursache für eine Typenumwandlung analog dem oben Besprochenen ließen sich auf keine Weise auffinden. Es muß also eine „Kreuzung" nach dem Schema $B^-M^-P^+T^+ \times B^+M^+P^-T^-$ stattgefunden haben, wobei sich durch Faktorenaustausch unter anderem auch die prototrophe Kombination $B^+M^+P^+T^+$ ergeben hat. Die Anwendung andersartig zusammengesetzter Nährböden lieferte auch noch andere nach diesem Schema zu erwartende Kombinationen. In Mischungen von drei und mehr verschiedenen Doppelmutanten geschah der Austausch immer nur zwischen zwei Typen, woraus die Beteiligung von jeweils nur zwei Zellen zu schließen ist. Mikroskopisch konnten allerdings Zellfusionen noch nicht beobachtet werden, sie dürften ja auch nur sehr selten und unscheinbar sein. Die Verwendung von drei- und mehrfachen Mutanten zeigte, daß der Faktorenaustausch nicht nach einem „freien", zufallsgemäßen Mechanismus verläuft, sondern daß zwischen den Faktoren Koppelung besteht. Die bisher untersuchten etwa acht verschiedenen Faktoren lieferten Koppelungswerte, die mit einer linearen Anordnung der Gene auf einem einzigen Chromosom verträglich sind. Somit haben sich sehr weitgehende Analogien in der Anordnung der Bakteriengene innerhalb der Bakterienzelle mit den einen echten Kern enthaltenden höheren Organismen gezeigt. Die Bakterien besitzen die Elemente der Sexualität in dem Vorkommen von Zellverschmelzung und Faktorenaustausch, es ist aber vorerst noch unklar, inwieweit die Ordnung dieser Elemente im Entwicklungsablauf sowie auch Einzelheiten ihrer Beschaffenheit eine solche Stetigkeit, Höhe und Spezialisation besitzt, wie wir sie von der Sexualität der Kernorganismen gewöhnt sind.

Neben diesen mit den gewohnten Erblichkeitserscheinungen der höheren Organismen eng verwandten

Vorgängen, die zu der Vorstellung eines Chromosoms in der Bakterienzelle führen, stehen die ungewohnten Erscheinungen, die als *retardierte Genodispersion* bezeichnet seien. Hierhin gehört zunächst die verzögerte Manifestierung der Phagfestigkeitsmutationen in den Bestrahlungsversuchen mit B. coli [18]. Auf ein gegenüber dem Mutationsschritt selbst verzögertes Erscheinen mutierter Zellen auch bei der spontanen Mutation führt NEWCOMBE [39] seine Beobachtungen an B. coli zurück. Er fand, daß die Anzahl phagresistenter Klone (Einzellkolonien, welche Resistente enthalten) nur $0{,}5 \cdot 10^{-8}$ je Bakterium beträgt, die Rate resistenter Individuen in einer Kultur aber $3 \cdot 10^{-8}$. Daß auch die biochemischen Mutationen mit einer Retardierung von einigen Zellteilungen erscheinen, zeigt sich in den Versuchen mit B. aerogenes [23].

Aus einer frischmutierten, d.h. ein eben mutiertes Gen enthaltenden, Zelle gehen offenbar zunächst noch im Phänotyp normale Nachkommen hervor und erst nach einigen Generationen spalten sich dann auch phänotypisch abgeänderte Zellen ab. Eine Kolonie aus einer eben mutierten Zelle müßte demnach außer phänisch mutierten Zellen auch einige normale enthalten, sofern der anfängliche normale Zustand nicht auf eine vorübergehende Labilisierung des betroffenen Gens zurückgeht, die zur Stabilisierung *aller* Zellen der Kolonie im mutierten Zustand nach mehr oder weniger langer Zeit übergeht. Die Anwesenheit einer gewissen Anzahl normaler und normal bleibender Zellen unter der Nachkommenschaft einer Mutierten könnte dadurch zustande kommen, daß die Mutterzelle neben einem mutierten auch ein oder mehrere unmutierte „homologe" Gene enthält, die im Verlaufe der weiteren Zellteilungen entmischt auf die Nachkommen verteilt werden, wobei auch Zellen entstehen, die keine mutierten Gene enthalten. Die Menge der so „dispergierten" Normalzellen hinge in erster Linie von der Vermehrungsrate mutierter und nichtmutierter Gene im Mutterbakterium ab, ferner von der Teilungsgeschwindigkeit der Zellen, welche eventuell unabhängig davon sein könnte.

Das Vorkommen normaler Zellen innerhalb von Mutantenklonen konnte bei B. prodigiosum festgestellt werden [24c]. Hier wurde unter den nach Bestrahlung auftretenden Zwergwuchsmutantenkolonien ein erheblicher Anteil solcher beobachtet, welche auf den Nachkommenschaftsplatten eine doppelgipflige Verteilung der Durchmesser wachsender Kolonien besaßen. Diese Kolonien enthielten also zwei verschieden schnell wachsende Genotypen, den normalen und den Zwergwuchstyp, und zwar jenen in geringerer Anzahl als diesen. Die Nachkommenschaften dieser beiden Typen zeigten eingipflige Verteilung, also *einen* Genotyp, so daß mutable Gene wohl nicht mitspielen können. Während in den erwähnten Versuchen mit B. coli das Vorkommen normaler und mutierter Zellen in einem Mutantenklon zeitlich *nacheinander* gezeigt wurde, wird bei B. prodigiosum das *gleichzeitige* Vorkommen beider stabiler Genotypen konstatiert.

Damit erscheint die obige Hypothese einer *Genentmischung* vielleicht plausibler, als diejenige einer vorübergehenden Labilisierung des getroffenen Gens durch die Bestrahlung. Für die Entmischung spricht auch die gefundene höhere Trefferzahl im UV bei den sofort manifesten Nullpunktmutationen, welche auf gleichzeitiger Mutation aller homologen Gene beruhen könnte. Daß im Röntgengebiet nur *ein* Treffer notwendig scheint, könnte vielleicht auf einer losen Aggregation der Gene beruhen, die eventuell mit dem „Chromosom" der LEDERBERGschen Versuche identisch ist und welche während der Zellteilung wenigstens für einige Gene gelegentlich gelöst wird, so daß die beobachtete Entmischungsvererbung zustande kommt.

Möglicherweise gibt es aber in der Bakterienzelle auch zwei Gruppen von Genen, solche, die in einem Chromosom liegen und daher immer gleichmäßig auf die Nachkommenzellen verteilt werden, und andererseits solche, die frei und in mehrfacher Ausgabe, gewissermaßen polyploid, in der Zelle liegen und die verzögerte Entmischung zeigen. Der daraus resultierende Unterschied im Erbgang zwischen den Nullpunkt- und den Endpunktmutationen müßte in entsprechenden Kreuzungsexperimenten zu finden sein.

Die Feststellung der retardierten Genodispersion neben der LEDERBERGschen Faktorenkoppelung erschließt vielleicht bei den Bakterien einen ähnlichen Vererbungstyp, wie wir ihn bei den höheren Organismen als Plasmonvererbung neben der Chromosomenvererbung kennen. Ob zwischen den „freien" Genen und den spezifischen, autosynthetischen Transformationssubstanzen Beziehungen etwa derart bestehen, daß diese durch Autolyse in die Umgebung ausgetretene, „freie" Gene darstellen, wäre der weiteren Untersuchung wert. Desgleichen muß die Aufdeckung von deren Verhältnis zu den Viren der Zukunft überlassen sein.

Die erst wenige Jahre alte Mutationsforschung an den Bakterien hat trotz vieler hypothesenhafter Unsicherheit bei diesen niederen Organismen bereits erhebliche Analogien im Bau der Elementareinheiten ihrer Erbsubstanz mit den höheren Lebewesen aufgedeckt. Auch diejenigen Erscheinungen, die mit der Übertragung und Umkombination dieser Einheiten zusammenhängen, sind, wie der Faktorenaustausch, denen der höheren Organismen ähnlich. Die spezifischen Transformationssubstanzen dagegen, sowie auch die noch ungeklärte „retardierte Genodispersion", sind von den Kernorganismen her ungewohnt. Vielleicht kann die Bakteriengenetik zur stärkeren Beachtung und Erforschung solcher „anormaler" Erbvorgänge, wie sie die Entmischung im Plasmon und Plastidom, vielleicht auch die noch ungeklärten Pfropfhybride darstellen, bei den Kernorganismen anregen, als Ausgleich dafür, daß die Genetik der höheren Organismen das begriffliche und experimentelle Werkzeug zur Erforschung der Vererbungserscheinungen bei den Bakterien darbot.

Literatur.

[19] DEMEREC, M., and R. LABERJET: Cold Spring Harbor Sympos. **11**, 38 (1947) (B **64**, 357). — [20] BUZZATI-TRAVERSO u. Mitarbeiter: Nature, Lond. **162**, 295 (1948). — [21] TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W., u. K. G. ZIMMER: Das Trefferprinzip. Leipzig 1947. — [22] KAPLAN, R. W.: Z. Naturforschg. **3b**, 29 (1947). — [23] DEVI, PONTECORVO, HIGGIN-BOTTOM: Nature, Lond. **160**, 503 (1947). — [24] KAPLAN, R. W.: Naturwiss. **35**, 127 (1948). — [24b] KAPLAN, R. W.: Nature, Lond. **163**, 573 (1949). — [24c] KAPLAN, R. W.: Arch. Mikrobiol. **1949**. — [25] KAPLAN, R. W.: Planta (Berl.) **1949**. — [26] KELNER, A.: Proc. nat. Acad. Sci., USA **35**, 73 (1949). — [27a] GUSTAFSSON, A.: Hereditas **29**, 225 (1941). — [27b] D'AMATO u. GUSTAFSSON: Hereditas **34**, 181 (1948). — [27c] KAPLAN, R. W.: Z. Abstamm.lehre **82**, 164 (1943/48). — [28] AUERBACH, CH.: Proc. roy. Soc., Edinbg. **62**, 211 (1946). — Science **105**, 243 (1947). — [29] DEMEREC, M.: Nature,

Lond. **159**, 604 (1947). — [30a] BRYSON, V.: J Bacteriol. **56**, 423 (1948). — [30b] BRYSON, V.: 8. Int. Gen. Kongr. **1948**. — [31] DEMEREC, M.: 8. Int. Gen. Kongr. **1948**. — [32a] STONE, HAAS, and WYSS: Proc. nat. Acad. Sci., USA **34**, 142 (1948). — [32b] WYSS, HAAS, and STONE: J. Bacteriol.5 **6**, 51 (1948). — [33a] MCCARTY, E. TAYLOR, and T. AVERY: Cold Spring Harbor Sympos. **11**, 177 (1947) (B **64**, 420). — [33b] BOIVIN, A.: Cold Spring Harbor Sympos. **12**, 7 (1948). — [33c] Übersicht bei WESTPHAL, O.: Angew. Chem. A **59**, 69 (1947). — [34] PIEKARSKI, G.: Arch. Mikrobiol. **11**, 406 (1938). — [35] TULASNE and VENDRELY: Nature, Lond. **160**, 225 (1947). — [36] PIETSCHMANN, K., u. A. RIPPEL: Arch. Mikrobiol. **3**, 422 (1932). — [37] DIENES, C.: Cold Spring Harbor Sympos. **11**, 51 (1947) (B **64**, 257). — [38] LEDERBERG, I.: Genetics **32**, 505 (1947) (B **64**, 352). — [38b] LEDERBERG and TATUM: Cold Spring Harbor Sympos. **11**, 113 (1947) (B **64**, 351). — [38c] TATUM u. LEDERBERG: J. f. Bacteriol. **53**, 673 (1947) (B **64**, 351). — [39] NEWCOMBE, H. B.: Genetics **33**, 447 (1948).

Max-Planck-Institut für Züchtungsforschung, Voldagsen.

Eingegangen am 22. Oktober 1949.

Kurze Originalmitteilungen.

Quecksilberblasen.

Luftgefüllte Quecksilberblasen, die auf der Wasseroberfläche schwimmen, wurden 1845 von MELSENS beobachtet, jedoch nicht sehr genau beschrieben. C. V. BOYS, der sich wohl am eingehendsten mit der Herstellung und den Eigenschaften von Blasen und Lamellen beschäftigt hat, schrieb 1912 in seinem Buch „Soap Bubbles" (deutsch von G. MEYER, Barth Leipzig 1913), daß er sie gelegentlich durch Zufall bis zu einer Größe von $1^1/_2$ cm erhalten hätte.

Zur laufenden Erzeugung von Quecksilberblasen wird folgende Versuchsanordnung empfohlen.

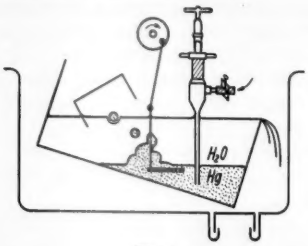


Fig. 1.

In den schräg in einem Laborbecken mit Quecksilberfang aufgestellten Glastrog mit 10 Pfund Quecksilber wird ein kräftiger Wasserstrahl aus einer Wasserstrahlpumpe eingeleitet. Das Mundstück der Wasserstrahlpumpe bzw. das daran

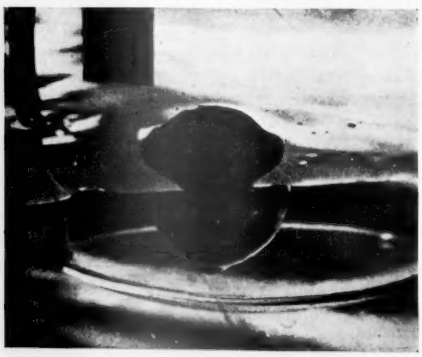


Fig. 2. Schwimmende Quecksilberblase (nat. Größe), Wandstärke < 12 μ, Lebensdauer etwa 1 sec.

befestigte Schlauchstück muß dabei unter die Quecksilberoberfläche tauchen. Die Luftzufuhr am Saugstutzen wird durch ein Schlauchstück mit Quetschhahn gedrosselt. (An Stelle von Luft können auch andere Gase zur Füllung benutzt werden.) Es bilden sich dann auf der Quecksilberoberfläche Trauben von zusammenhängenden, luftgefüllten Quecksilberblasen. Von Zeit zu Zeit schnüren sich durch die Turbulenz des Wassers Einzelblasen ab, die an die Wasseroberfläche steigen. Diese Abschnürung kann man durch fortgesetztes Durchstoßen der Quecksilberoberfläche mit einer waagerecht gehaltenen quadratischen Platte wesentlich fördern und dadurch bis zu 30 Blasen nebeneinander erhalten. Die so hergestellten, auf der Wasseroberfläche schwimmenden oder untersinkenden Quecksilberblasen sind hell silberglänzend, aber nicht immer streng kugelförmig. Öfters werden ellipsoidisch verformte Blasen mit einem anhängenden Quecksilbertropfen beobachtet, deren Auswertung jedoch erhebliche mathematische Komplikationen mit sich bringt. Doppel- oder Mehrfachblasen treten seltener auf als bei Seifenblasen und zeigen eine wesentlich geringere Stabilität als einfache Blasen. Zur Messung wird jede Blase einzeln im Gegenlicht einer Bogenlampe zusammen mit einem Maßstab photographiert, wobei für die Auffangung des Quecksilbers gesorgt werden muß.

Nach dem Zerplatzen kommt die auf Filtrierpapier getrocknete Quecksilbermenge zur Wägung. Das Überfließenlassen der Quecksilberblase in ein Auffanggefäß hat sich nicht bewährt, da immer Quecksilberteilchen mitgerissen werden, die die Wägung verfälschen. Der Durchmesser der erzeugten Blasen hängt sehr von den Versuchsbedingungen ab. Die größten Quecksilberblasen, die überhaupt erhalten wurden, hatten einen Durchmesser von $3{,}3 \pm 0{,}1$ cm, waren dann aber so kurzlebig, daß sie nicht photographiert werden konnten. Die Lebensdauer t (sec) einer schwimmenden Quecksilberblase mit dem Radius r (cm) genügt nämlich angenähert der empirischen Beziehung

$$t = 1{,}6/r^2 \text{ (bei } + 20^\circ \text{ C)}.$$

Die Wanddicke d der schwimmenden Quecksilberblasen beträgt 10 bis 40 μ. Sie errechnet sich aus dem Gewicht der Quecksilbermenge m, nicht etwa aus der Eintauchtiefe der schwimmenden Blase. Aufnahmen von platzenden Quecksilberblasen zeigen nämlich, daß der größte Teil des Innern mit Wasser ausgefüllt ist. Der Zusatz starker Elektrolyte (z. B. HCl) zum Leitungswasser unterdrückt die Bildung von Quecksilberblasen bis zum völligen Ausbleiben des Effekts. Insbesondere zeigt das von SUTTON für deren Herstellung empfohlene Ammoniumchlorid eine behindernde Wirkung. Temperaturerhöhung wirkt in demselben Sinne.

Berührung, einseitige Erhitzung und die Annäherung einer elektrostatischen Ladung wirken vorzeitig zerstörend auf schwimmende Quecksilberblasen. Bringt man die zwei Pole einer Spannungsquelle auf die Wasseroberfläche, so zerplatzen die Quecksilberblasen, sobald sie in die Nähe der Elektroden kommen. Der Effekt ist um so größer, je größer die angelegte Spannung und der Blasenradius ist, und in der Verbindungslinie der Pole am größten.

Die letztgenannten Experimente zeigen den Einfluß der Oberflächenspannung auf die Stabilität der Blasen. Die Viskosität des Quecksilbers scheint jedoch für die Maximalgröße und Lebensdauer ausschlaggebend zu sein. Die statistischen Untersuchungen über die Abhängigkeit von Wanddicke und Temperatur werden fortgesetzt.

Die Gegenlichtaufnahme einer Quecksilberblase von 24 mm Durchmesser (Fig. 2) wurde im Physikalischen Institut der Technischen Universität Berlin gemacht. Herrn Professor Dr. C. RAMSAUER sei für die Anregung und das lebhafte Interesse an dieser Arbeit herzlich gedankt.

Physikalisches Institut der Technischen Universität Berlin-Charlottenburg. H. J. RODEWALD.

Eingegangen am 10. März 1950.

Über Nachweis, Wirkung und Wanderung von Thorotrast im menschlichen Organismus.

Das Schicksal radioaktiver Substanzen im Organismus nach Injektion in die Blutbahn hat in zunehmendem Maße Interesse gefunden, einmal wegen der Gefährdung durch diagnostische Mittel wie das Thorotrast, zum anderen wegen der therapeutischen Anwendung radioaktiver Substanzen wie das Thorium X. Durch die von SCHAEFER ausgearbeitete Methode des Nachweises auch kleinster α-Aktivitäten im

Gewebsschnitt können diese dem Organismus zugeführten Substanzen auf ihrer Wanderung und am Ort der Ablagerung histotopographisch verfolgt und mit den histologischen Befunden in Beziehung gesetzt werden.

Die Mitteilungen über Spätschäden nach diagnostischer Anwendung des Thorotrastes beim Menschen mehren sich in der letzten Zeit. Von besonderem Interesse für die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Strahlenwirkung und Gewebsschädigung oder Geschwulstbildung ist der Nachweis der radioaktiven Substanzen des Thorotrastes bei derartigen Fällen im Gewebe. Nach K. H. Bauer ist die Latenzzeit für

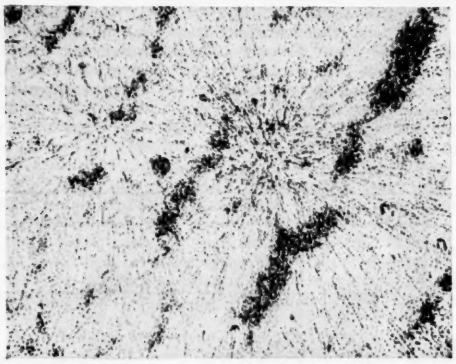


Fig. 1. Bahnspurkontaktaufnahme eines Gefrierschnittes (10 μ) der Milz. Zerfallssterne verschiedener Größe und zahlreiche Einzelspuren. Vergr. 190mal.

das Auftreten von Thorotrastsarkomen beim Menschen auf eine Zeit bis zu 12 bis 18 Jahre zu veranschlagen. Offenbar der erste Fall von Lebersarkom nach Injektion von insgesamt 75 cm³ Thorotrast 12 Jahre vor dem Tode wurde von Mac Mahon, Murphy und Bates 1947 beschrieben. Die wesentlichen Ergebnisse der histologischen Untersuchungen und ihr Vergleich mit den Bahnspuraufnahmen der radioaktiven Substanzen einer eigenen Beobachtung sollen als Beitrag zu diesem Problem kurz mitgeteilt werden.

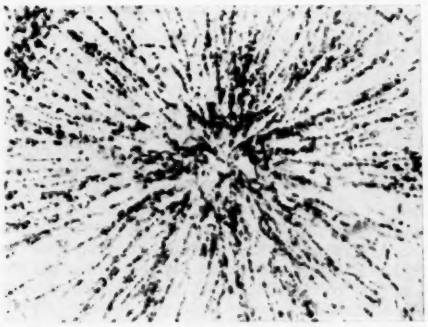


Fig. 2. Ausschnitt aus Fig. 1 bei stärkerer Vergrößerung (700mal).

Bei einem durch Suicid verstorbenen 34jährigen Mann war 11 und 10 Jahre vor dem Tode eine Arteriographie mit je 20 cm³ Thorotrast durchgeführt worden. An den Körperorganen fielen in der Leber zahlreiche weißlich-gelbliche Herde, besonders in der Leberkapsel auf, die sich bei den weiteren Untersuchungen als Thorotrastablagerungen erwiesen. Wie schon von Schaefer für das Thor X gezeigt wurde, wird auch das in molekular-disperser Form in den Organismus gebrachte Thorotrast vorwiegend in Depotform abgelagert. Es ist bekannt, daß dem reticuloendothelialen System eine Hauptrolle bei der Speicherung des Thorotrastes zukommt. Bemerkenswert ist aber in unserem Fall eine keineswegs gleichmäßige Ablagerung. Zum Beispiel zeigte der linke Leberlappen eine wesentlich stärkere Thorotrastspeicherung als die übrigen Leberabschnitte[1]).

[1]) Die ausführliche Darstellung der einzelnen histologischen Befunde soll an anderer Stelle erfolgen.

Der Nachweis des Vorliegens radioaktiver Substanzen wurde durch Bahnspurdarstellung der α-Teilchen in der Photoemulsion mittels Kontaktaufnahmen der Gewebsschnitte erbracht[2]). Die größte Aktivität fand sich in der Milz, in der zahlreiche Zerfallssterne zur Darstellung kamen (Fig. 1 u. 2). Die Depotbildung, wie sie in dieser Sternform zum Ausdruck kommt, hat eine vermehrte Strahlenwirkung auf das

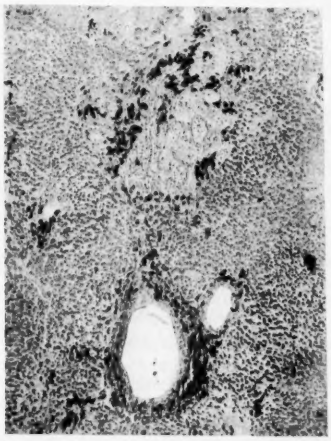


Fig. 3. Kleines Angiom im linken Leberlappen mit hochgradiger Thorotrastablagerung in seiner Umgebung und in der Wand der darunterliegenden Vena hepatica. Paraffineinbettung. Hämatoxylin-Eosinfärbung. Vergr. 150mal.

umgebende Gewebe zur Folge. Als Beispiel für die Gewebsschädigung sollen die histopathologischen Befunde der Leber dienen. In Umgebung der Depots kommt es hier zu einem entsprechenden herdförmigen Absterben der Leberzellen mit nachfolgenden Schrumpfungsvorgängen, die an der Oberfläche durch Einziehungen der Leberkapsel leicht zu erkennen sind. Unter einem derartigen Herd mit einem bereits bindegewebig

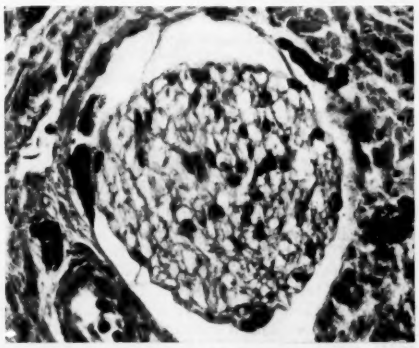


Fig. 4. Querschnitt eines Kapselnerven der Leber. Thorotrastablagerung im Perineurium und im Perineuralraum. Paraffineinbettung. Hämatoxylin-Eosinfärbung. Vergr. 700mal.

abgekapselten Thorotrastgranulom fand sich eine reaktive Wucherung von Gallengängen mit erheblichen Kernatypien der Gallengangsepithelien. In dieser Bildung kann man einen Ausgangspunkt für weitere Wucherungen bis zur echten progressiven Geschwulstbildung sehen. Eine andere Form der reaktiven Wucherung fand sich an den Gefäßen. Die Ablagerung des Thorotrastes vorwiegend in der Gefäßwand führt stellenweise zu hochgradigen Gefäßveränderungen mit hyaliner und fibröser Umwandlung der Gefäßwand bis zu völligem Verschluß. Regelmäßig sind die Äste der Vv. hepaticae an der Ablagerung beteiligt. An der Stelle der stärksten Thorotrastablagerung im linken Leberlappen fanden sich zwei

[2]) Die Bahnspurkontaktaufnahmen wurden von Prof. Schaefer durchgeführt, dem ich auch an dieser Stelle für seine liebenswürdige Unterstützung danken möchte.

nur mikroskopisch nachweisbare Angiome (Fig. 3), die in ihrer Genese auf die Strahlenwirkung zurückgeführt werden.

Außer dem in zelligen oder faserigen Granulomen abgefangenen Thorotrast sieht man aber auch noch Ablagerungen, die jegliche morphologisch nachweisbare Gewebsreaktion vermissen lassen. Sie machen somit den Eindruck frischerer Ablagerungen. Hierbei ist die physiologische Ausscheidung der radioaktiven Substanzen aus dem Gesamtdepot anzunehmen. Die Entstehung dieser Herde kann durch den Zerfall speichernder Elemente erklärt werden, wodurch immer wieder „Thorotrast" in die Lymph- und Blutbahn gelangt und erneut zur Ablagerung kommt. Aus den Tierversuchen wissen wir bereits, daß eine Wanderung von Thorotrast im Organismus stattfindet. LAUCHE und NAEGELI fanden massive Thorotrastablagerung und Nekrosen in den regionären Lymphknoten der Leber und schließen daraus, daß die Abwanderung aus der Leber auf dem Lymphwege erfolgt. Ein Befund, der die Annahme einer Wanderung des Thorotrastes auch beim Menschen belegt, ist der Nachweis von Thorotrast im Perineuralraum eines kleinen Kapselnerven der Leber (Fig. 4).

Durch Untersuchungen mit der angewandten Methodik sind noch weitere Aufschlüsse über die Wirkung und Wanderung radioaktiver Substanzen im Organismus zu erwarten.

Ein ausführliches Literaturverzeichnis folgt bei der Mitteilung der histologischen Befunde.

Aus dem Neurologischen Institut der Universität (Kommissar. Dir.: Prof. A. LAUCHE*) und dem Max-Planck-Institut für Biophysik (Dir.: Prof.* B. RAJEWSKY*) Frankfurt a. M.*

WILHELM KRÜCKE.

Eingegangen am 23. Februar 1950.

[1]) BAUER, K. H.: Das Krebsproblem. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1949.

[2]) LAUCHE, A., u. TH. NAEGELI: Klin. Wschr. **1933**, 1730; **1936**, 436.

[3]) MACMAHON, MURPHY u. BATES: Rev. Gastroenterol. **14**, 155 (1947).

[4]) SCHAEFER, H.: Naturwiss. **31**, 383 (1943). — Strahlenther. **77**, 613; **78**, 563.

Versuche zur Entstehung der Höhlentiermerkmale.

Die Entstehungsursache der charakteristischen Höhlentiermerkmale, (erbliche) Pigment- und Augenreduktion, ist noch nicht befriedigend geklärt. Die lamarckistische Anschauung entbehrt jedes experimentellen Beweises, aber auch

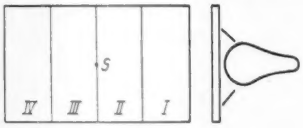


Fig. 1.

eine darwinistische Deutung überzeugt zunächst nicht. Der selektive Vorteil einer Material- (Pigment-) Ersparnis — z. B. könnten die zu Melanin „totgebrannten" Eiweißbausteine für den Betriebsstoffwechsel verwendet werden (KOSSWIG 1937) — ist zu gering. Dazu mag auch bedacht werden, daß viele *Nacht*-Tiere, etwa *Carabus*-Arten, stark pigmentiert sind. Ebenso reichen Mutationsdruck + Zufallswirkung (KOSSWIG 1937, 1944, 1945) zur Erklärung nicht aus, wie LUDWIG (1942) rechnerisch zeigen konnte. Auch die Deklarierung der Höhlentiermerkmale als „Degenerations-" anstatt „Anpassungserscheinungen" wie eine Präadaptation, eventuell unterstützt durch Homogamie, fallen unter Mutationsdruck + Zufall (z. B. ULRICH 1942, KOSSWIG 1945). LUDWIG vermutete vielmehr, daß Pigment- (und vielleicht auch Augen-) Verlust mit einer stärkeren Lichtscheu gekoppelt sein könnten. Nach dieser „*Fallentheorie*" würde eine Höhle als Falle wirken, die von pigmentlosen Tieren seltener verlassen wird als von pigmentierten, nachdem sie dieselbe zufällig betreten hatten. Es galt also zu prüfen, ob pigmentärmere Tiere lichtscheuer sind als vollpigmentierte. Dazu wurden Wasserasseln (*Asellus aquaticus* L.) verschiedener Färbung untersucht und dabei die Farbstufen schwarz, grau und hell unterschieden. (Junge Tiere sind vielfach heller, doch kamen — s. unten — meist nur erwachsene zur Prüfung.)

Apparatur: Glasaquarium 29 × 18 cm (Fig. 1), dessen Boden in 4 Felder geteilt war. Startpunkt (*S*) in der Mitte. Als Lichtquelle diente eine 40-W-Lampe in 5 cm Abstand, deren Wärmestrahlung durch eine Glasscheibe abgefangen wurde. Alle Versuche im Dunkelzimmer. Das dem Licht nächste Feld trägt Nummer 1. Untergrund indifferent.

1. Frischgefangene Wasserasseln (meist 8 bis 12 mm, selten bis 6 bzw. 14 mm) wurden mit einem Glasrohr auf den Startpunkt gesetzt und dann 4 bis 5 min mit einer dunklen Petrischale überdeckt. Hierauf freigelassen, wurden jene Tiere photo*positiv* genannt, die in 3maligem Versuch stets zum Licht wanderten und dabei den Beckenrand (Feld 1) erreichten. Für die Benennung „photo*negativ*" galten die entgegengesetzten Voraussetzungen. Der Restteil der Tiere wurde unter „indifferent" (*i*) rubriziert. Die Kopfstellung der Tiere beim Start, nach Entfernung der anfänglichen Dunkelkappe, hatte auf die Laufrichtung keinen Einfluß. Dreht man die Apparatur um 180° oder belichtet von der entgegengesetzten Seite, so erfolgt bei allen photopositiven bzw. -negativen Tieren *Umordnung* binnen 10 bis 15 min. Versuche über 6 Monate (August 1949 bis Januar 1950) ergaben (Tabelle 1):

Tabelle 1.

Farbe	total	+	—	*i*	+ %	— %	*i* %
Schwarz . . .	507	143	119	245	28,2	23,5	48,3
Grau	474	78	228	168	16,5	48,1	35,4
Hell	337	37	215	85	11,0	63,8	25,2
Σ	1318	258	562	498	19,6	42,6	37,8

Eine χ^2-Prüfung für (+, —, *i*) liefert $\chi^2 = 114{,}58$ bei 4 *FG*, also $P \ll 10^{-10}$, eine nur für (+, —) $\chi^2 = 102{,}90$ bei 2 *FG*, $P \ll 10^{-10}$. Somit Resultat völlig gesichert. — Vielleicht liegt zusätzlich ein Jahresrhythmus derart vor, daß die Photophilie im Winter schwächer (seltener), im Sommer stärker (häufiger) ist.

2. Mit der gleichen Versuchsanordnung wurde geprüft, in welcher Lichtzone sich die Asseln vorwiegend aufhalten. Tiere, die zwischen Feld 1 bis 4 mehrfach wechselten, wurden ausgeschaltet (*i*); Versuchsdauer 30 bis 60 min. Ergebnis in Tabelle 2.

Tabelle 2.

Feld	August 1949			September 1949			Oktober 1949		
	schwarz	grau	hell	schwarz	grau	hell	schwarz	grau	hell
1	12	10	4	14	8	6	48	16	6
2	9	3	2	13	2	3	23	11	2
3	3	9	7	4	7	10	12	13	10
4	6	25	26	9	21	33	19	46	46
1	29	19	9	16	6	5	22	4	4
2	62	17	4	15	10	4	16	12	4
3	31	40	15	23	12	4	12	16	14
4	39	82	62	29	27	23	20	38	32
	November 1949			Dezember 1949			Januar 1950		

P-Werte der 6 Gruppen: $< 0{,}01$; $< 0{,}01$; $< 0{,}01$; $< 0{,}01$; $\approx 0{,}1$; $< 0{,}01$, *P* (total) wegen $\Sigma\chi^2 = 227{,}7579$ bei 36 *FG* $\ll 10^{-10}$. Die Korrelation zwischen Pigmentverlust und Photophobie ist also völlig gesichert. Der oben erwähnte Jahresrhythmus scheint auch hier vorzuliegen.

3. Versuche mit *verschiedenem Untergrund* erwiesen sich auf das Lichtverhalten der Asseln als einflußlos (schwarzweiß in wechselnder Verteilung, z. B. 5 × 5 cm-Karierung). Offenbar berücksichtigen die Tiere den Untergrund kaum, weil die Blickrichtung ihrer Facetten ± nach oben gerichtet ist (DE LATTIN 1939).

Zusatz bei der Korrektur. Inzwischen ergab sich mit gleicher Sicherheit, daß dunkle Asseln Höhlen seltener betreten als helle.

Heidelberg, Zoologisches Institut der Universität.

W. JANZER.

Eingegangen am 25. Februar 1950.

[1]) KOSSWIG, C.: Züchter **9**, 91 (1937). — Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul, B, **9**, 285 (1944). — C. R. Soc. Turque Sci. phys. nat. **12**, 135 (1945).

[2]) DE LATTIN, G.: Zool. Jb. Abt. Anat. **65**, 417 (1939).

[3]) LUDWIG, W.: Biol. Zbl. **62**, 447 (1942).

[4]) ULRICH, H.: Fortschr. Zool., N. F. **6**, 215 (1942).

Besprechungen.

René Descartes, Briefe 1629—1650, herausgeg. und mit Anmerkungen versehen von MAX BENSE, übersetzt von FRITZ BAUMGART. Staufenverlag 1949. 452 S. Geb. DMark 13.80; brosch. DMark 12.40.

DESCARTES, einer der Väter der modernen Philosophie und Schöpfer der analytischen Geometrie, spielt in der Physik keine ebenso große Rolle, trotz seiner Ableitung des Brechungsgesetzes aus einer korpuskularen Licht-Theorie. So zeigen diese Briefe wohl ein auch die Physik einschließendes, umfassendes Interesse ihres Autors für alle wissenschaftlichen Probleme seiner Zeit, aber geben nirgends eine Lösung für ein physikalisches Problem, welche späterer Kritik standgehalten hätte und in den ständigen Besitz dieser Wissenschaft eingegangen wäre. Dennoch sind sie für den Physiker, der sich mit der Geschichte seiner Wissenschaft beschäftigt, lehrreich; sie zeigen nämlich, wie in der ersten Hälfte des 17. Jahrhunderts ein klarer Kopf und reger Geist auf die astronomischen Entdeckungen eines GALILEI, eines KEPLER, auf die GALILEIsche Mechanik, die Akustik MERSENNES und andere gleichzeitige Fortschritte ansprach. Darf man auch nicht annehmen, daß viele der Zeitgenossen *so intensiv* diese verfolgten, so bekommt man bei der Lektüre der Briefe doch bis zu einem gewissen Grade ein Urteil über die Resonanz, welche diese Großen beim gebildeten Publikum fanden. Das ist geistesgeschichtlich um so wertvoller, als wir selten dazu Gelegenheit haben.

Die wohlbekannte Tatsache, daß die Verurteilung GALILEIS im Jahre 1633 auf DESCARTES einen tiefen Eindruck machte und seine eigene Publikation weitgehend beeinflußte, erhärten zwei Briefe an den Pater MARIN MERSENNE vom November 1633 und Februar 1634. Die Verwirrung, in die die zuerst vagen Gerüchte davon DESCARTES bringen, und seine Bestürzung, als sie sich bestätigen, findet hier einen erschütternden Ausdruck. M. v. LAUE.

Eingegangen am 5. Januar 1950.

Kortüm, Gustav: Einführung in die chemische Thermodynamik. 303 S. u. 85 Fig. Göttingen: Vandenhoeck u. Ruprecht 1949. Geb. DMark 20.—.

Wieder ein neues Buch der chemischen Thermodynamik. Es wendet sich an den Lernenden und ist eine Einführung, die aus mehrjährigen, in Vorlesungen und Übungen gemachten Erfahrungen des Verf. entstanden ist. Auf statistische Berechnungen thermodynamischer Funktionen und Zusammenhänge mit Ergebnissen der Atom- und Molekeltheorie auf quantenmechanischer Grundlage wird nicht eingegangen.

Das somit als rein *klassische* Thermodynamik eng umrissene Gebiet ist im Prinzipiellen durch die — man kann sagen klassischen Darstellungen — von A. EUCKEN 1926, in MÜLLER-POUILLET „Lehrbuch der Physik", G. N. LEWIS und M. RANDALL 1927, W. SCHOTTKY, H. ULICH und C. WAGNER 1929, M. PLANCK 1930 (9. Aufl.), A. EUCKEN, Lehrbuch der Chemischen Physik 1943 und durch zahlreiche andere, kleinere Werke (MAGNUS, W. KUHN, J. LANGE, H. ZEISE) nicht nur in der wissenschaftlichen Ausarbeitung, sondern auch in der didaktischen Formgebung in einer wohl kaum mehr überbietbaren Weise gestaltet worden. Es erübrigt sich daher, in diesem Zusammenhange, in Anbetracht der durch die genannten Bücher gegebenen Vorbilder, noch besonders hervorzuheben, daß die vorliegende „Einführung in die chemische Thermodynamik" von KORTÜM über eine Kritik des Inhaltes erhaben ist. Vom Standpunkte des im Umgang mit abstrakten Begriffen noch ungeschulten Studierenden, an den sich das Buch in erster Linie wendet, interessieren somit insbesondere die *didaktischen* Gesichtspunkte.

Jeder Lehrende der physikalischen Chemie wird von den Schwierigkeiten berichten können, die sich dem Chemiestudierenden entgegenstellen, wenn er, nach einigen Semestern Chemiestudium, den Übergang von der mehr anschaulichen, formelbildlichen Denkmethodik der reinen Chemie zur abstrakten, mehr theoretisch-physikalischen Darstellungsweise der Thermodynamik vollziehen muß. Der Fachvertreter der physikalischen Chemie wird diesem Umstand Rechnung tragen. Ihm kommt dabei der Vorteil zustatten, im Kolleg und in Übungen eine Lehrmethodik wählen zu können, die weitgehend auf die, je nach der Persönlichkeit, sehr *differenzierte* Wirkung des *gesprochenen* Wortes abgestimmt ist. Für den durch ein didaktisch wohldurchdachtes Kolleg und durch gründliche Übungen geschulten Studenten, wird dann die Frage, ob ein elementares Lehrbuch der chemischen Thermodynamik auch wirklich die letzten didaktischen Möglichkeiten ausschöpft, nicht so grundsätzlich wichtig erscheinen. Man wird dem Studenten, insbesondere dem fortgeschrittenen Studierenden der physikalischen Chemie, dann *das* Buch empfehlen, welches — wenn auch umfangreicher — durch weitgehende Literatur- und Autorenzitate zum Lesen von Originalarbeiten anregt, die den fortgeschrittenen Studenten zugleich mit der wissenschaftlich-individuellen Prägung und Priorität jeweils des Autoren bekannt macht, dessen Arbeiten in dem betreffenden Lehrbuch an bestimmter Stelle verwendet werden und das außerdem zumindesten *Perspektiven* gibt zu neueren, heuristischen Betrachtungsweisen der Statistik, im Zusammenhang mit Ergebnissen der quantenmechanischen Molekular- und Atomtheorie. Denn gerade diese Art der Betrachtung überbrückt manchen Formalismus und viele Abstraktionen der klassischen Thermodynamik und bringt diese dem Verständnis des auch mit modernen, physikalisch-chemischen Erkenntnissen geschulten Studierenden näher, indem dieser nun erfährt, welche Eigenschaften der ihm aus der reinen Chemie her so vertrauten Einzelmolekel in den zunächst rein globalen, thermodynamischen Größen F, G, H, C, S usw. . . . enthalten sind.

Damit soll der pädagogische Wert des in den Ableitungen der vielen thermodynamischen Beziehungen gründlich durchdachten Buches von KORTÜM nicht bestritten werden, sondern man kann überzeugt sein, daß es sich, dank seiner Klarheit — trotz seines etwas eng umrissenen Rahmens — behaupten wird, zumal es sich in Symbolik und Art der Darstellung im Wesentlichen an die Methodik der oben erwähnten, bisherigen Darstellungen anschließt. G. BRIEGLEB.

Eingegangen am 24. Dezember 1949.

Reppe, W.: Neue Entwicklungen auf dem Gebiete der Chemie des Acetylens und Kohlenoxyds. 1949. V, 182 S. u. 40 Abb. Gr. —8°. DMark 21.—; geb. DMark 24.60.

Eine lang erwartete Monographie des Begründers des neuesten Teils der Acetylen-Chemie ist nun auch in deutscher Sprache erschienen, nachdem in USA. das Buch „Acetylene Chemistry" (Verlag Charles A. Meyer and Company, Inc., New York) einige Zeit vorher veröffentlicht worden war.

Der Inhalt ist in vier Hauptteile gegliedert: Die *Vinylierung* (Reaktion mit Acetylen unter Bildung einer Doppelbindung), die *Äthinylierung* (Reaktion mit Acetylen unter Erhaltung der dreifachen Bindung), die *Cyclisierung* (die Polymerisation des Acetylens zu cyclischen Verbindungen) und die *Carbonylierung* (die Umsetzung des Acetylens mit Kohlenoxyd).

Alle diese Reaktionen verfolgen das eine Ziel, durch Einbau des Acetylens in organische Substanzen neue ungesättigte reaktionsfähige Verbindungen zu schaffen, die Ausgangsmaterialien für Synthesen bzw. Rohstoffe, z. B. für Kunststoffe usw., sein sollen.

Wer sich über diesen jüngsten und in wenigen Jahren zu großer Bedeutung gekommenen Teil der Acetylen-Chemie unterrichten will, wird mit Vorteil das vorliegende Buch zur Hand nehmen. Die klare, wenn auch knappe, an manchen Stellen vielleicht etwas zu knappe, Darstellung des Stoffes, ergänzt durch übersichtliche Tabellen der Reaktionen, gute Bilder sowie Verzeichnisse der Reaktionsprodukte und ein gutes Register dürften dazu beitragen, das vorliegende Buch in Fachkreisen besonders wertvoll erscheinen zu lassen. — Das Buch verdient Beachtung, da in ihm der Schöpfer dieser neuen „Baukasten-Chemie" erstmals eine Übersicht über seine Arbeiten und ihr Werden, sowie die technische Auswertung gibt. O. HORN.

Eingegangen am 5. Januar 1950.

Feigl, Fritz: Chemistry of specific, selective and sensitive reactions (übersetzt aus dem deutschen Manuskript ins Englische von R. E. OESPER). XIV u. 740 S. keine Abb. New York: Academic Press Inc. 1949. $ 13.50.

Das Ziel des vorliegenden neuen Buches des bekannten Mikrochemikers FEIGL, des Schöpfers der Tüpfelmethode, ist die Auffindung von Regelmäßigkeiten, insbesondere konstitutiver Natur, bei mikrochemischen Reaktionen. Hiermit soll dem Fortschritt der analytischen Chemie gedient werden, indem, wohl etwas einseitig, als „Ziel der analytischen Arbeit die Bestimmung möglichst kleiner Mengen" bezeichnet wird.

Das Werk wendet sich an drei Gruppen von Lesern: solche, die sich für die chemischen Grundlagen analytischer Operationen interessieren, analytische Forscher und experimentelle Chemiker. Es ist, trotz der theoretischen Zielsetzung, im wesentlichen ein experimentelles Buch, das experimentelle Tatsachen unter leitenden einheitlichen Gesichtspunkten behandelt. Die Diskussion ist dabei hauptsächlich qualitativer Natur. Die Kennzeichnung eines analytischen Testes erfolgt durch den Stabreim „specific, selective and sensitive", also spezifisch, auswählend und empfindlich. Selektivität und Spezifität werden dabei (abweichend von dem Sprachgebrauch in der katalytischen Chemie) gemäß den Beschlüssen der Internationalen Kommission für neue analytische Reagentien wie folgt definiert: Selektiv ist eine Reaktion, die nur auf eine begrenzte Zahl von Stoffen ungestört durch Beimengungen anspricht, spezifisch eine Reaktion, die nur einen Stoff anzeigt. Die Empfindlichkeit wird einerseits als Mengenempfindlichkeit oder Erfassungsgrenze in γ, andererseits als Konzentrationsempfindlichkeit oder Grenzkonzentration gekennzeichnet. Ein kombinierter Begriff ist das KOLTHOFFsche „Grenzverhältnis", das ist die eben noch erfaßbare Menge des zu bestimmenden Elements dividiert durch die anwesende Menge der Begleitstoffe. Aus den Ausführungen des Verf. und dem angeführten Material geht aber eher hervor, welchen Einflüssen diese Eigenschaften unterliegen, als wie diese Einflüsse quantitativ wirken.

Der Stoff wird nach den wirkenden Einflüssen unterteilt: Zunächst werden Komplex- und Koordinationsverbindungen besprochen, unter besonderer Betonung der analytisch so wichtigen inneren Komplexsalze. Als „undefinierte Komplexe" werden Kolloide und Adsorptionsverbindungen behandelt, letztere etwas kursorisch und ohne Berücksichtigung mehrmolekularer Schichten. Das nächste Kapitel „Maskierung und Demaskierung" behandelt Fälle, wo Reaktionen insbesondere durch Komplexbildung verhindert werden ($Fe^{\cdot\cdot\cdot}$ durch F' oder $Cu^{\cdot\cdot}$ durch CN') oder durch Komplexzerstörung oder komplexe Maskenbindung erleichtert werden. In ähnlichem Sinne wird die Erhöhung der Reaktionsfähigkeit durch Komplexbildung, durch Induktion und durch homogene und heterogene Katalyse behandelt und exemplifiziert. Die sehr umfangreichen Kapitel über den Einfluß der Atomgruppierung auf die Reaktionsfähigkeit stellen wohl den wertvollsten Teil des Buches dar. Sie enthalten eine systematische Neubearbeitung des alten Tüpfelbuches. Zusammen mit den folgenden Abschnitten über Löslichkeit und konstitutive Löslichkeitsbeeinflussung führen sie zu konkreten Folgerungen dahingehend, daß bestimmte Gruppen für die Spezifität und Selektivität von Fällungsreaktionen verantwortlich sind. Als „Oberflächeneffekte" werden Alterung, Sedimentation, Flotation, kolloidale Lösungen und Adsorption behandelt. Hier finden sich auch ausführliche Besprechungen der Kapillar- und Tüpfelanalyse, anorganischen und organischen Chromatographie und Zerschäumungsanalyse. Leider wird auf die wichtige Verteilungschromatographie nicht eingegangen. Der Abschnitt „Genetische Bildung" behandelt topochemische Vorgänge in der Analyse, wie Passivität, Mitfällung, Korrosion. Verhältnismäßig kurz kommen am Schluß Fluoreszenz- und photochemische Analyse weg.

Der Verf. hat sich der Mühe unterzogen, das ungeheuere Material, das er beherrscht, auf die genannten Gesichtspunkte aufzuteilen und so systematisch zu besprechen. So ist das Buch eine Fundgrube von höchst interessanten Deutungen vieler wichtiger analytischer Prozesse geworden. Aber ein irgendwie einheitliches Gesamtbild der maßgeblichen Bedingungen für eine gute analytische Reaktion ergibt sich eigentlich nicht, die ungeheure Vielfalt der Tatsachen bleibt verwirrend, auch nachdem man sie alle verstanden hat. So ist das Buch eigentlich nicht lesbar, trotz des Versuches, den Faden durchzuspinnen. Sein Hauptwert ist eher der eines Nachschlagwerkes für bestimmte Erscheinungsgruppen, und dieser Wert wird durch ein wirklich ganz ausgezeichnetes Sachverzeichnis noch erhöht. Jeder, der analytische Chemie forschend betreibt oder auf höherer Stufe lehrt, wird immer wieder gern nach dem neuen FEIGL greifen. G.-M. SCHWAB (Athen).

Eingegangen am 5. Januar 1950.

Braun-Blanquet, J.: La végétation alpine des Pyrénées Orientales. Étude de Phytosociologie comparée. Barcelona 1948. 306 S.

Bei einem Vergleich der Flora und Vegetation der europäischen Hochgebirge kommt den Pyrenäen besonderes Interesse zu. Sie reichen weit ins Tertiär zurück und lagen während des Quartärs vielfach ähnlich wie heute an der Grenze zwischen den Gebieten sommergrüner Fallaubwälder und mediterraner Hartlaubgehölze, wurden aber während der Eiszeiten selbst mindestens einmal von der subarktischen Vegetation erreicht. So konnte sich ihre Hochgebirgsflora aus sehr verschiedenen Stämmen entwickeln mit dem seit langem (H. CHRIST, A. ENGLER) erkannten Ergebnis: einer auffälligen Übereinstimmung oder Verwandtschaft mit der Flora der Alpen, sehr viel größeren Unterschieden dagegen zu den südlicheren mediterranen Gebirgen. Die vorliegende Monographie beantwortet nun die Frage, ob und wie weit sich diese Verhältnisse auch in den Pflanzengesellschaften der subalpinen und alpinen Stufe spiegeln. Man erkennt offenkundige Parallelen, wobei die Unterschiede weitgehend aus den ökologischen Abweichungen, dem weit trockeneren Klimacharakter der Pyrenäen, verständlich werden: Eigene Ordnungen und Klassen sind nicht vorhanden, von den 22 Verbänden gehören nicht weniger als 16, von den insgesamt 39 Assoziationen 8 auch den Alpen an. Die mit den Alpen gemeinsamen Gesellschaften sind solche der Schneetälchen, Flachmoore, Quellfluren und azidiphilen Bergheiden, also im ganzen Gesellschaften feuchterer Standorte. Sie treten in den Pyrenäen freilich in geringerer Ausdehnung auf. Die 14 vikariierenden Assoziationen sind an größere Trockenheit angepaßte Parallelen zu verwandten Alpengesellschaften; die 17 dem Gebirge eigenen Assoziationen sind überwiegend solche der Felsen und Blockhalden mit vielen mediterran-montanen Arten und mit Endemismen offenbar tertiären Alters und auch als Gesellschaften wohl ähnlich alt. Die Pyrenäen können also mit den Alpen, Karpathen und den illyrischen Gebirgen noch zum boreoarktischen Vegetationskreis gerechnet werden, erst die weiter südlich gelegenen Gebirge gehören dem mediterranen Vegetationskreis an. Den Pyrenäen eigen ist allerdings und bezeichnenderweise die Schlußgesellschaft der Vegetationsentwicklung in der alpinen Stufe, der Rasen des Pumileto-Festucetums, der sich nach genügender Bildung von saurem Humus auf allen Gesteinen einstellt, aber im Gegensatz zum Curvuletum der Alpen keine Podsolierung des Bodens erkennen läßt.

Man wird dem Verf. sehr dankbar sein können, daß er auf Grund seiner hervorragenden Kenntnis beider Hochgebirge gezeigt hat, wie ein eingehender und zuverlässiger Vergleich der europäischen Hochgebirgsvegetation durchgeführt werden kann. Die Beschreibung der Gesellschaften ist auch für den fesselnd, der das Gebirge nicht kennt — durch die Beschränkung auf das Wesentliche bei breiterem Eingehen auf viele ökologische und historische Fragen und durch die Vermeidung der so nahe liegenden Zersplitterung in der Aufgliederung der Vegetation. Freilich wäre dem landesunkundigen Leser eine etwas breitere Einführung in die allgemeinen geographischen Bedingungen des Untersuchungsgebiets willkommen gewesen. Das Buch zeigt jedenfalls, welche Bedeutung der Arbeitsrichtung des Verf. auch für die Herausarbeitung der großen Züge in der Vegetationsgliederung der Erde zukommt. F. FIRBAS.

Eingegangen am 8. Dezember 1949.

Nachtsheim, H.: Vom Wildtier zum Haustier. 2. Aufl. Berlin u. Hamburg: P. Parey 1949. 120 S. u. 72 Abb. DMark 8.60.

Wie im Laufe von Jahrtausenden aus Wildformen die Haustiere entstanden sind, ist eine Frage von allgemeinem naturwissenschaftlichem Interesse. Verf. hat in seiner Schrift in anschaulicher Weise gezeigt, daß auch hier Mutation und Selektion die entscheidende Bedeutung haben. Wenn er über die Herkunft und die Domestikationszeit der wichtigsten Haustiere nur die Grundtatsache bringt, dafür aber ausführlich das Werden der Kaninchenrassen schildert, so hat das seinen guten Grund. Das Kaninchen ist erst in geschichtlicher Zeit aus der Wildform gezüchtet, seine Umformung ist also genau zu übersehen. Es gibt ferner kein Haustier, das erbanalytisch so genau erforscht ist wie das Kaninchen. Und an dieser Forschung hat Verf. selbst den größten Anteil. So ist eine Schrift entstanden, die durchaus auch die Beachtung des Wissenschaftlers verdient.

S. SCHERMER (Göttingen).

Eingegangen am 6. Dezember 1949.

Verantwortlich für den Textteil: Prof. Dr. Arnold Eucken, Göttingen, Bürgerstraße 50. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.
Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.

Abriß der Dauermagnetkunde

Von

Dr.-Ing. **Johannes Fischer**
o. Professor
an der Technischen Hochschule Karlsruhe

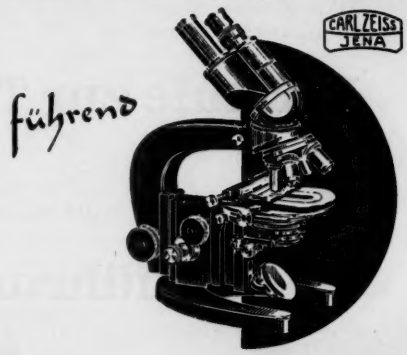
Mit 175 Abbildungen

VIII, 240 Seiten. 1949

DMark 36.—; Ganzleinen DMark 39.—

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

ZEISS MIKROSKOPE



FÜR HELLFELD-DUNKELFELD UND PHASENKONTRAST-MIKROSKOPIE
OPTIK CARL ZEISS JENA VEB
Angebote unter 30/C1 erbeten 4

Die mathematischen Hilfsmittel des Physikers

Von

Dr. **Erwin Madelung**
ord. Professor der theoretischen Physik an der Universität Frankfurt a. M.

(Die Grundlehren der mathematischen Wissenschaften in Einzeldarstellungen, Band IV)

Vierte, vermehrte und verbesserte Auflage

Mit 29 Textabbildungen. XX, 531 Seiten. 1950. DMark 47.—; Ganzleinen DMark 49.70

Inhaltsübersicht.

Erster Teil: Mathematik. — Das Begriffssystem der Mathematik. — Zahlen, Funktionen und Operatoren. Zahlen, Mehrdimensionale Zahlen. Zahlenfolgen und Funktionen. Operatoren. — Differential- und Integralrechnung. Definitionen und Bezeichnungen. Differentiationsregeln. Differentiations- und Integrations-Tabelle. Integrationsmethoden. Bestimmte Integrale. Differenzenrechnung. — Reihen und Reihenentwicklungen. — Funktionen. Allgemeine Funktionentheorie. Spezielle Funktionen. — Algebra. Lineare Gleichungen. Matrizen. Determinanten. Kombinatorik. — Transformationen. Allgemeine Transformationen. Lineare Transformationen. Berührungstransformation (Kontakttransformation). — Vektoranalysis. Vektoren im dreidimensionalen euklidischen Raum. Tensoren im Dreidimensionalen. Vektoren und Tensoren in beliebig-dimensionalen Räumen. — Spezielle Koordinatensysteme. Zweidimensionale Systeme. Dreidimensionale Systeme. N-dimensionale Polarkoordinaten. — Gruppentheorie. Allgemeine Definitionen und Sätze. Kontinuierliche Gruppen. Darstellungstheorie. Spezielle Gruppen. — Differentialgleichungen. Allgemeines über Differentialgleichungen. Gewöhnliche Differentialgleichungen. Partielle Differentialgleichungen. Lineare Probleme. Störungstheorie. — Integralgleichungen. Integralgleichungen zweiter, erster Art. — Variationsrechnung. Zurückführung auf Differentialgleichungen. Direkte Lösungsmethoden. — Statistik (Wahrscheinlichkeitsrechnung). Grundbegriffe. Statistik der Serien. Ausgleichsrechnung. — Zweiter Teil: Physik. Das Begriffssystem der theoretischen Physik. — Mechanik. Die Grundlagen der Punktmechanik. Problemstellungen. Mechanik des einzelnen Massenpunktes. Systeme von Massenpunkten. Mechanik der Kontinua. — Elektrodynamik (einschließlich Optik). Allgemeine Theorie. Spezielle Fälle. — Relativitätstheorie. Spezielle, allgemeine Relativitätstheorie. — Quantentheorie. Ältere Theorie. Neuere Theorie (Wellenmechanik). — Thermodynamik. — Statistische Methoden. Diskrete Zustände. Statistische Mechanik. Fermi- und Bose-Statistik. — Anhang. — Literaturverzeichnis. — Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Lehrbuch der Theoretischen Physik

Von

Walter Weizel
Professor der Physik an der Universität Bonn

In zwei Bänden

Erster Band: **Physik der Vorgänge.** Bewegung, Elektrizität, Licht, Wärme. Mit 270 Textabbildungen. XIV. 771 Seiten. 1949. DMark 53.—; Ganzleinen DMark 56.90

Zweiter Band: In Vorbereitung.

Vorstufe zur Theoretischen Physik

Von

Richard Becker
Dr. phil. o. Professor für Theoretische Physik an der Universität Göttingen

Mit 94 Abbildungen. VII, 172 Seiten. 1950. DMark 7.50

Einführung in die Physik

Von

Robert Wichard Pohl
o. ö. Professor der Physik an der Universität Göttingen

Erster Band: **Einführung in die Mechanik, Akustik und Wärmelehre.** Zehnte und elfte, verbesserte und ergänzte Auflage. Mit 547 Abbildungen, darunter 8 entlehnten. VIII, 356 Seiten. 1947. DMark 21.—

Zweiter Band: **Einführung in die Elektrizitätslehre.** Dreizehnte und vierzehnte Auflage. Mit 497 Abbildungen, darunter 20 entlehnten. VI, 302 Seiten. 1949. DMark 18.60

Dritter Band: **Einführung in die Optik.** Siebente und achte Auflage. Mit 565 Abbildungen im Text und auf einer Tafel, darunter 18 entlehnten. IV, 356 Seiten. 1948. DMark 21.—

Physik

Ein Lehrbuch

Von

Wilhelm H. Westphal
Berlin

Vierzehnte und fünfzehnte Auflage

Mit etwa 650 Abbildungen. XII, 758 Seiten. 1950. Ganzleinen DMark 29.70

Kleines Lehrbuch der Physik

ohne Anwendung höherer Mathematik

Von

Wilhelm H. Westphal
Berlin

Mit 283 Abbildungen. VIII, 251 Seiten. 1948. Halbleinen DMark 9.60

Kurzes Lehrbuch der Physik

Von

H. A. Stuart
Hannover

Zweite und dritte Auflage

Mit 378 Abbildungen. VIII, 284 Seiten. 1949. Halbleinen DMark 15.—

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Herausgeber und verantwortlicher Redakteur: Professor Dr. Arnold Eucken, Göttingen, Bürgerstraße 50. — Verantwortlich für den Anzeigenteil: Hans-Georg Halfter, Berlin W 35, Reichpietschufer 20. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. Printed in Germany.